

THÈSE

présentée

à la Faculté des Sciences de l'Université de Lyon

pour obtenir

le diplôme de Docteur de Spécialité (3^e Cycle)
de Sciences Biologiques (Biologie Appliquée)

par

Christiane MOURGUES

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'HÉRITABILITÉ D'UNE FONCTION DE PLUSIEURS CARACTÈRES

Soutenue le ~~23~~ 23 Septembre 1965
devant la commission d'examen :

MM. BRACONNIER, Président

LEGAY PICARD Philippe	} Examineurs
--------------------------	--------------

C h r i s t i a n e M O U R G U E S

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE L'HERITABILITE
D'UNE FONCTION DE PLUSIEURS CARACTERES



LABORATOIRE DE ZOOLOGIE EXPERIMENTALE

FACULTE DES SCIENCES DE LYON

UNIVERSITE DE LYON

FACULTE DES SCIENCES

Doyens honoraires

MM. LONGCHAMBON, MOUSSA, GAUTHIER Henri.

Professeurs honoraires

MM. LOCQUIN, de LARAMBERGUE, SOLLAUD, MENTZER, MOUSSA, JAFFARD, EYRAUD Henri, DEJARDIN, VIRET.

Doyen

M. BRACONNIER

Assesseurs

MM. MESNARD
BOIDIN

Professeurs

MM. LONGCHAMBON

PRETTRE

COURTY

KUHNER

MALECOT

PARIS

AUMERAS

COLONGE

JANIN

FLANDRIN

BERNARD

DUFAY Jean

NIGON

GAUTHIER Henri

WAUTIER

CHOPIN

CUEILLERON

BRACONNIER

EYRAUD Charles

SARAZIN

BOIDIN

PERES

MESNARD

GRANDMONTAGNE

BOUTILLIER

LAFOUCRIERE

DREUX

TEICHER

Minéralogie

Chimie industrielle

Chimie - Physique

Botanique

Mécanique rationnelle et appliquée

Chimie minérale

Chimie générale II

Chimie organique

Physique générale

Géologie appliquée

Physique industrielle

Astronomie

Zoologie expérimentale

Géologie générale

Zoologie

Chimie biologique

Chimie

Calcul différentiel et intégral

Chimie - Physique appliquée

Physique nucléaire

Microbiologie et Mycologie

Physiologie

Electronique

Physique

Minéralogie

Physique nucléaire théorique

Chimie organique

Chimie industrielle

MM. PAVANS de CECCATTY
 MERLIN
 DUFAY Maurice
 PHILBERT
 COHEN-ADAD
 DAVID Louis
 CHANEL
 MAURY
 DEPRAZ
 GAUTHIER Jean
 GAUME

Zoologie
 Chimie analytique
 Physique de l'Atmosphère
 Physique nucléaire
 Chimie
 Géologie générale
 Psychophysiologie
 Méthodes mathématiques de la Physique
 Physique nucléaire
 Chimie
 Physique expérimentale

Professeurs sans chaire

MM. FERON
 LAFORGUE
 LEGAY
 UZAN
 CHENEVOY
 GINET
 ASCH
 MICHEL Pierre
 DUCET
 Mle MAITROT
 GEVIN
 PONASSE
 d'INCAN
 LEFEBVRE
 PERNET
 CHERY
 BERGEON
 Mle GAUTHERON
 DESCOTES
 ERBEIA
 Mme ERICSON
 LEMOIGNE

Mathématiques
 Physique
 Zoologie expérimentale S.P.C.N.
 Physique S.P.C.N.
 Géologie appliquée
 Zoologie
 Physique
 Minéralogie
 Biologie végétale
 Physique
 Géologie générale
 Mathématiques
 Physique
 Mathématiques
 Mathématiques
 Physique
 Physique C.S.U.
 Chimie biologique
 Chimie organique
 Physique
 Physique générale
 Botanique

Maîtres de Conférences

MM. MARTEL
 MATHIEU
 PICARD Philippe
 DEMARCQ
 MICHEL Georges
 LEBRETON
 DAVID Jean
 TOUSSET
 FEUVRAIS
 PICARD Claude
 SCHMITT
 LAURENT

Mécanique
 Mécanique des Fluides
 Mathématiques
 Géologie générale
 Biochimie
 Biologie végétale
 Biologie animale
 Chimie propédeutique
 Physique Electricité
 Mathématiques
 Physique M.P.C.
 Chimie organique

MM. LAURENT
ROT
BETHOUX
Mle CALAIS
GUSAKOW
Mle THOMAS

Chimie organique
Mathématiques
Mathématiques T.M.P.
Mathématiques C.S.U.
Physique
Chimie minérale

Maître de Conférences adjoint

M. PIERRON

Chimie

Conseiller Administratif

M. BURNET

Secrétaire Principal Honoraire

M. ROUX

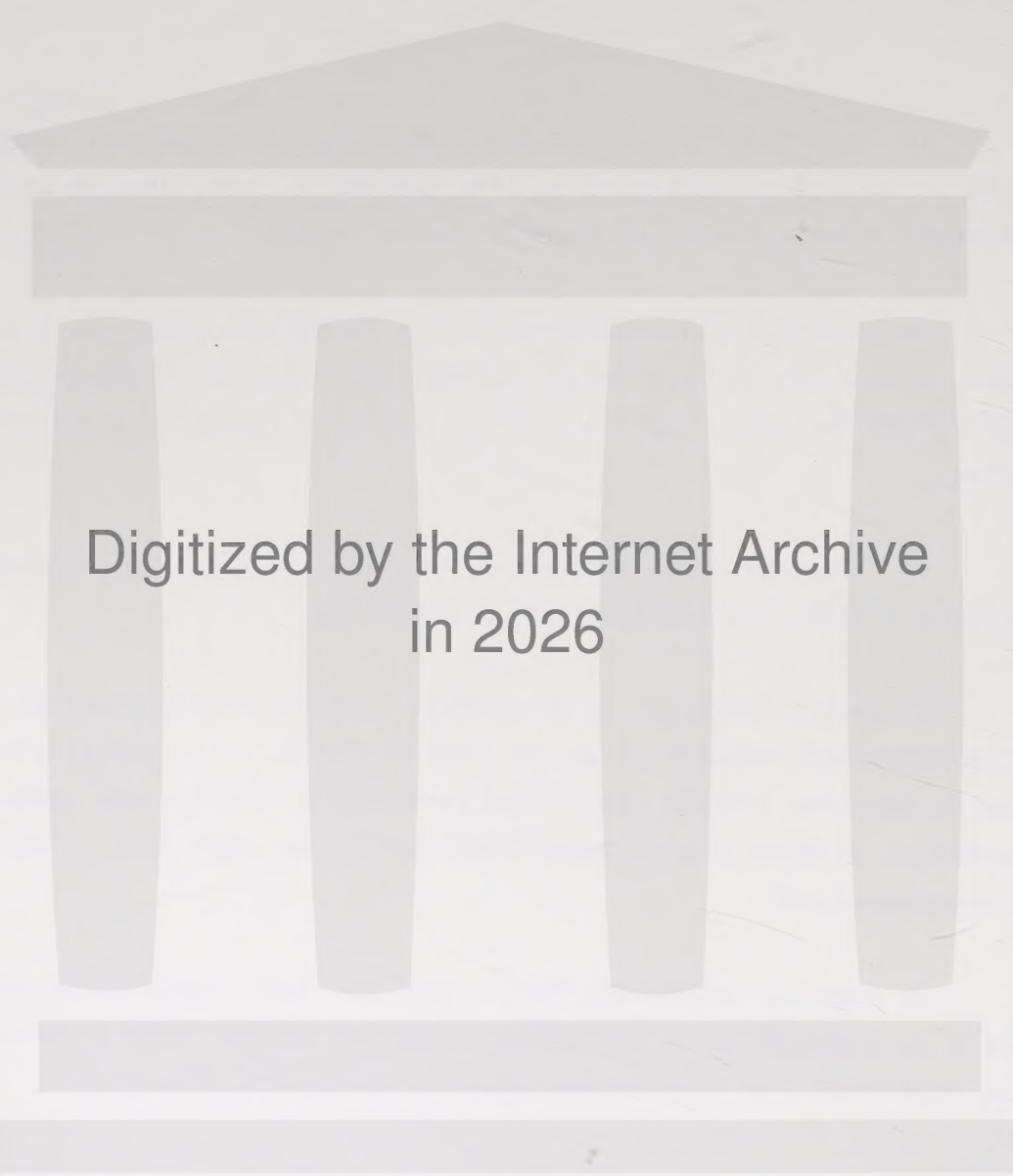
Je suis très reconnaissante à Monsieur le Professeur BRACONNIER, Doyen de la Faculté des Sciences de l'Université de Lyon, d'avoir bien voulu s'intéresser à mon travail, et accepter de le juger.

Je remercie vivement Monsieur le Professeur LEGAY qui m'a guidée dans mes recherches et m'a permis de les mener à bien, et Monsieur le Professeur PICARD Philippe pour l'intérêt et les conseils qu'il a bien voulu me prodiguer.

Je tiens particulièrement à remercier Monsieur le Professeur NIGON qui m'a initiée aux problèmes de la Génétique.

La partie théorique de ce travail a bénéficié des conseils de Monsieur le Professeur MALECOT et de Monsieur GLAYMANN, et la partie biologique de ceux de Monsieur FOURCHE. La partie technique a été réalisée grâce à la collaboration de Mademoiselle BRANDOLINI. Qu'ils trouvent ici l'expression de ma reconnaissance.

Je remercie Madame SZAFRANEK pour le soin particulier qu'elle a apporté à la composition de mon texte, ainsi que Madame CERI et Madame BEY qui ont contribué à la réalisation matérielle de cette thèse.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553409_0037

S O M M A I R E

	Pages
INTRODUCTION	1
PREMIERE PARTIE : HERITABILITE D'UN CARACTERE	
CHAPITRE I : Notion d'héritabilité. Généralités	3
CHAPITRE II : Méthodes d'estimation de l'héritabilité	7
A - Principe	7
B - Précision des estimations de l'héritabilité	18
C - Applications numériques	20
DEUXIEME PARTIE : HERITABILITE DE PLUSIEURS CARACTERES	30
CHAPITRE I : Estimation	31
CHAPITRE II : Applications numériques	37
TROISIEME PARTIE : EXTREMA DE L'HERITABILITE DE PLUSIEURS CARACTERES	43
CHAPITRE I : Rappels sur la théorie d'un faisceau de formes quadratiques	44
CHAPITRE II : Applications numériques	49
QUATRIEME PARTIE : CONCLUSIONS GENERALES	
CHAPITRE I : Conclusions d'ordre biologique	57
CHAPITRE II : Conclusions mathématiques	61
BIBLIOGRAPHIE	66
ANNEXE : DONNEES NUMERIQUES	
Tableaux I à XIII	Hors texte

I N T R O D U C T I O N

Le concept d'héritabilité traduit le degré de ressemblance, pour un caractère déterminé, entre individus apparentés. Il est donc associé à l'importance relative de l'hérédité et du milieu en tant qu'influences de leurs variations sur le caractère étudié.

Dès 1917, WRIGHT et FISHER proposaient des méthodes statistiques pour séparer la variabilité phénotypique (c'est-à-dire calculée à partir des mesures observées sur les individus) en plusieurs composantes : l'une due aux facteurs purement génétiques, l'autre due au milieu. Ce n'est qu'en 1945 que LUSH étudie la fraction de la variance phénotypique totale due à des différences génétiques, qu'il définit comme le degré d'héritabilité, ou simplement héritabilité, notée h^2 . Rappelons que le symbole vient de la terminologie de WRIGHT (1921).

Cette notion d'héritabilité a un rôle prépondérant dans l'étude génétique des caractères mesurables : elle permet en effet de prévoir, à partir des valeurs phénotypiques mesurées sur les individus d'une génération, la fraction héritable au cours des générations suivantes.

Sa connaissance est donc fondamentale aussi bien dans le cadre de la sélection naturelle que dans celui de la sélection artificielle, en particulier pour l'amélioration des plantes et animaux domestiques. En effet, l'éleveur ou l'expérimentateur choisira pour parents des individus en fonc-

tion de leur ressemblance phénotypique, et il pourra prévoir ses chances de modifier le caractère en connaissant l'héritabilité.

Après rappel des hypothèses fondamentales sur lesquelles repose la définition de l'héritabilité, et quelques méthodes d'estimation de ce coefficient, nous envisagerons d'un point de vue mathématique :

le calcul de l'héritabilité de plusieurs caractères se présentant sous forme d'une combinaison linéaire,

le calcul des extrema de l'héritabilité.

L'idée directrice de cette étude réside dans le fait qu'il existe toujours une liaison fonctionnelle dans un ensemble de caractères, et qu'un même gène influence généralement plusieurs caractères simultanément ; si bien que la connaissance des extrema de l'héritabilité de plusieurs caractères conduit à la structure génétique qui a tendance à disparaître (minimum de l'héritabilité), ou conduit au contraire à la structure génétique vers laquelle tend naturellement un ensemble de caractères (maximum de l'héritabilité).

PREMIERE PARTIE

HERITABILITE D'UN CARACTERE

CHAPITRE I

NOTION D'HERITABILITE - GENERALITES

La constitution d'un individu résulte d'une part de l'interaction de centaines de paires de gènes entre eux, d'autre part de l'action du milieu, enfin de l'interaction des gènes avec le milieu. On étudie généralement l'effet de ces gènes et de leurs combinaisons dans un milieu qui varie au cours du temps (et même à un moment déterminé ce milieu peut varier d'un individu à l'autre). Chacun de ces effets ne peut donc être connu avec précision. Ce n'est que l'effet global que l'on pourra estimer : résultat de l'action des gènes, de l'action du milieu, et de l'interaction gènes-milieu.

Par définition, on appelle phénotype, noté P, cet effet global, c'est-à-dire l'observation extérieure faite sur un individu. L'ensemble des gènes constitue le génotype et sera noté G. L'action du milieu E traduit l'effet d'un ensemble complexe de variables telles que la quantité et la qualité de la nourriture, la température d'élevage, etc ... : tout ce qui est, d'une manière générale, indépendant de la constitution génétique de l'individu.

Pour tout individu, on peut écrire que le phénotype est fonction

du génotype et du milieu. On a donc une relation de la forme :

$$(1) \quad P = f(G, E)$$

La première des difficultés que l'on rencontre réside dans la détermination de cette fonction. Comme il est pratiquement impossible de le faire, on suppose qu'elle représente la somme du génotype et du milieu, ce qui a l'avantage de simplifier les calculs. Il reste à savoir si cette approximation est satisfaisante dans la pratique ! L'équation (1) s'écrit alors :

$$(2) \quad P = G + E$$

Pour une étude qui ne peut être que statistique, nous avons besoin de calculer la variance phénotypique, que nous noterons σ_P^2 . D'après l'équation (2), il vient :

$$(3) \quad \sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2 + 2 \text{ cov}(G, E)$$

où σ_G^2 et σ_E^2 représentent respectivement la variance génotypique et celle due au milieu, et $\text{cov}(G, E)$ désigne la covariance de G et de E. Ce dernier terme traduit par conséquent l'interaction de G avec E. Dans un but de simplification, nous négligerons cette covariance, quoique les interactions génotype-milieu existent certainement. Cela fait apparaître une deuxième difficulté théorique.

Nous obtenons donc la relation très schématique :

$$(4) \quad \sigma_P^2 = \sigma_E^2 + \sigma_G^2$$

et nous supposerons toujours dans une génération donnée la formule (4) satisfaite. Telle sera notre hypothèse fondamentale.

1°) Définition de l'héritabilité au sens large

Par définition, le rapport de la variance génotypique à la variance phénotypique s'appelle héritabilité au sens large, et se note :

$$(5) \quad h^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_P^2} = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \sigma_E^2}$$

Les variances σ_P^2 et σ_G^2 sont des estimations faites à partir d'un échantillon. Ce rapport constitue donc un indice de la variation phénotypique totale due à des différences génétiques. On peut remarquer que d'après l'équation (4) il est toujours compris entre 0 et 1.

Si le milieu pouvait être maintenu absolument constant, ou si ses variations étaient très faibles, la variance due au milieu serait nulle ou négligeable et l'on aurait une héritabilité égale à 1 ou très voisine de 1. Il est évident que cette condition se trouve rarement vérifiée dans la pratique.

Par contre, dans une population pour laquelle le milieu est très variable, la variance génétique peut devenir négligeable devant la variance due au milieu et l'héritabilité devient très faible ou nulle.

2°) Définition de l'héritabilité au sens étroit

Certains auteurs, en particulier LERNER, pensent que la définition précédente n'est pas correcte. En effet, le génotype d'un individu est constitué par un ensemble de gènes isolés et de groupes de gènes. Chaque gène pris séparément a un effet moyen sur la constitution génétique d'un individu. Il en est de même pour chaque groupe de gènes. Par conséquent, on rend compte de toute la variation héréditaire en ajoutant à l'effet des gènes isolés celui de tous les groupements possibles de deux, trois, quatre gènes et plus. Or, nous sommes amenés à distinguer dans les actions dues aux paires de gènes celles qui sont dues à un couple de gènes allèles, et celles qui sont dues à deux gènes non allèles. En effet, l'action due à deux gènes allèles ne peut se transmettre d'un parent à son descendant, puisque deux gènes allèles ne peuvent se trouver dans le même gamète. Par contre, une paire de gènes non allèles sera généralement transmise dans la proportion théorique de un quart si les gènes sont indépendants, et en l'absence de sex-linkage.

C'est pourquoi on est amené à distinguer les effets dus :

aux gènes isolés appelés effets géniques ou additifs, que nous noterons A,

aux paires de gènes allèles, appelés écarts dus à la dominance, notés D.

aux paires de gènes non allèles et à toutes les combinaisons de trois ou plus de trois gènes, appelés déviation épistatiques, notés I.

Il pourrait sembler utile de séparer dans les interactions épistatiques dues aux combinaisons d'au moins trois gènes celles qui comprennent une paire de gènes allèles (et qui, par conséquent, ne seront pas transmises héréditairement) de celles où tous les gènes entrant dans la combinaison ne sont pas allèles (et seront donc partiellement transmises). Cependant, lorsque le nombre de gènes est supérieur à trois, cette proportion est si faible qu'il est rarement possible de déceler ses effets.

Par conséquent, dans le génotype G tel que nous l'avons défini précédemment, nous comprenons les gènes isolés, la dominance, et l'épistasie. Nous pouvons donc écrire que :

$$(6) \quad G = A + D + I$$

Nous venons de montrer que les variations génotypiques sont dues en grande partie aux effets additifs des gènes ; nous pouvons alors définir l'héritabilité au sens étroit comme le rapport de la variance additive à la variance phénotypique totale. Avec les mêmes notations que précédemment, nous avons donc :

$$(7) \quad h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2} = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2 + \sigma_E^2}$$

en supposant toujours l'indépendance mutuelle des variables : milieu et différentes composantes du génotype.

La distinction entre héritabilité au sens large et héritabilité au sens étroit réside uniquement dans le fait que la variance due à la dominance et la variance due à l'épistasie sont incluses ou non dans la variance génotypique.

L'héritabilité étant alors définie théoriquement, il reste à la déterminer pratiquement. Cela se fait naturellement par une estimation des divers paramètres entrant dans son expression.

CHAPITRE II

METHODES D'ESTIMATION DE L'HERITABILITE

Les méthodes d'estimation de l'héritabilité se rapprochent le plus souvent de la définition au sens étroit. Elles sont basées sur l'examen des caractéristiques de deux générations successives, et s'effectuent :

soit au niveau des corrélations ou des régressions,

soit au niveau de l'estimation des différentes variances envisagées.

Nous ne décrirons dans cet exposé que deux méthodes d'estimation parce que ce sont celles les plus utilisées dans la pratique : à partir de la régression et à partir des composantes de la variance.

A - PRINCIPE

1°) Estimation des composantes de la variance

Bien que les mesures s'effectuent au niveau d'une génération donnée, il est nécessaire, pour partager la variance totale, d'organiser les sources de variation, et donc de préparer le schéma expérimental à la génération précédente.

Le schéma expérimental est représenté à la page suivante : plusieurs mâles, en nombre s , sont accouplés successivement à différentes femelles, en nombre d pour chaque mâle. Les femelles 1, 2, ..., d varient d'un mâle à l'autre.

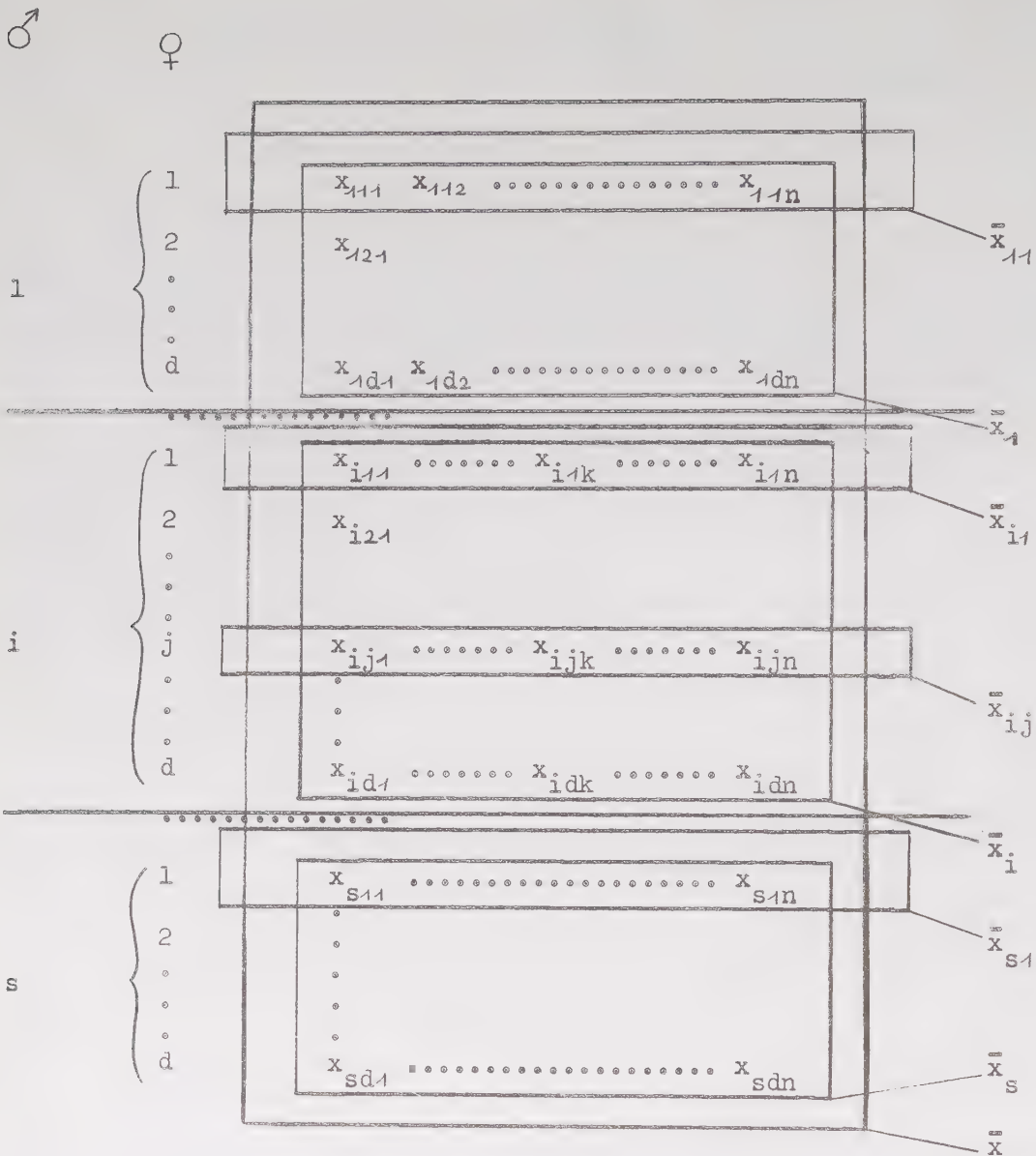
Désignons par X le caractère quantitatif étudié et par x_{ijk} la mesure du caractère faite sur l'individu de rang k issu du mâle i (σ_i^1) et de la femelle j (ϕ_j). Pour chaque famille, nous conserverons le même nombre n de descendants choisis au hasard parmi tous les descendants du couple (i,j) .

Avec les notations utilisées, nous avons donc :

$$(8) \quad 1 \leq k \leq n$$

$$1 \leq j \leq d$$

$$1 \leq i \leq s$$



- Dans ce schéma, les femelles numérotées 1, 2, ... d, ne sont pas les mêmes pour les différents mâles 1, 2, ... s.

- A un individu quelconque du schéma, correspond le symbole x_{ijk} avec

i numéro du mâle

j numéro de la femelle

k numéro du descendant dans la famille (σ_i, φ_j).

D'après la constitution du schéma expérimental, nous pouvons supposer qu'une observation x_{ijk} est la somme de plusieurs termes distincts, et écrire :

$$(9) \quad x_{ijk} = \mu + s_i + d_{ij} + e_{ijk}, \quad \text{où :}$$

μ est une constante commune à toutes les observations,
 s_i est un paramètre qui traduit l'effet du facteur mâle,
 d_{ij} traduit l'effet du facteur femelle,
 e_{ijk} est un paramètre caractéristique de chaque observation.

Nous supposons en outre :

que tous les termes envisagés précédemment sont indépendants (cela entraîne en particulier qu'il n'existe pas de corrélation entre géniteurs),

que la variance de s_i est égale à S, celle de d_{ij} est égale à D et celle de e_{ijk} à Q.

Dans ces conditions, la variance totale, représentée par la variance phénotypique, est :

$$\sigma_P^2 = Q + D + S$$

Si nous supposons que la variance génétique est simplement additive (on envisage donc l'héritabilité au sens étroit), les corrélations entre apparentés nous permettent de déduire que :

Q représente 50% de la variance additive σ_A^2 puisque le coefficient de parenté entre frère-soeur est de 1/2.

D représente 25% de σ_A^2 car le coefficient de parenté entre demi-frères vaut 1/4.

S représente par conséquent la différence : 25% de σ_A^2 .

Bien sûr, les quantités Q, D et S ne comprennent pas seulement cela ; Q comprend d'autres effets (en particulier variance non additive), plus 100% de la variance due au milieu. D comprend les effets maternels, etc...

En première approximation, nous avons cependant :

$$\sigma_A^2 \approx 2 Q$$

ou

$$\sigma_A^2 \approx 4 D$$

ou encore

$$\sigma_A^2 \approx 4 S$$

Dans la pratique, on n'utilise pas l'estimation obtenue à partir de Q car il y a trop d'inconnu à son sujet. En particulier, elle dépend beaucoup trop de la variabilité du milieu. Nous avons donc en moyenne :

$$\sigma_A^2 = 2 (D + S)$$

(10)

$$h^2 = \frac{2 (D + S)}{Q + D + S}$$

Le problème revient maintenant à calculer les trois quantités Q , D et S .

Nous désignerons par :

$\bar{x}_{ij}$ la moyenne des x_{ijk} relative à une famille de mâle i et de femelle j fixés :

$$\bar{x}_{ij} = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n x_{ijk}$$

$\bar{x}_i$ la moyenne des $\bar{x}_{ij}$ pour un mâle i fixé :

$$\bar{x}_i = \frac{1}{d} \sum_{j=1}^d \bar{x}_{ij} = \frac{1}{nd} \sum_{j=1}^d \sum_{k=1}^n x_{ijk}$$

$\bar{x}$ la moyenne générale :

$$\bar{x} = \frac{1}{nds} \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^d \sum_{k=1}^n x_{ijk}$$

Calculons alors la variation totale :

$$\sum_{i,j,k} (x_{ijk} - \bar{x})^2$$

Pour cela, utilisons l'identité :

$$(11) \quad x_{ijk} - \bar{x} = x_{ijk} - \bar{x}_{ij} + \bar{x}_{ij} - \bar{x}_i + \bar{x}_i - \bar{x}$$

Elevons les deux membres de (11) au carré. Il vient :

$$\begin{aligned} (x_{ijk} - \bar{x})^2 &= (x_{ijk} - \bar{x}_{ij})^2 + (\bar{x}_{ij} - \bar{x}_i)^2 + (\bar{x}_i - \bar{x})^2 + 2(x_{ijk} - \bar{x}_{ij})(\bar{x}_{ij} - \bar{x}_i) \\ &\quad + 2(x_{ijk} - \bar{x}_{ij})(\bar{x}_i - \bar{x}) + 2(\bar{x}_{ij} - \bar{x}_i)(\bar{x}_i - \bar{x}) \end{aligned}$$

Sommons par rapport à i,j,k et remarquons que :

$$\sum_k (x_{ijk} - \bar{x}_{ij}) = 0$$

$$\sum_j (\bar{x}_{ij} - \bar{x}_i) = 0$$

Il vient donc :

$$(*) \quad \sum_{ijk} (x_{ijk} - \bar{x})^2 = \sum_{ijk} (x_{ijk} - \bar{x}_{ij})^2 + n \sum_{ij} (\bar{x}_{ij} - \bar{x}_i)^2 + nd \sum_i (\bar{x}_i - \bar{x})^2$$

Interprétons les trois termes du second membre de cette équation.

$\sum_{ijk} (x_{ijk} - \bar{x}_{ij})^2$ représente la variation entre familles.

$n \sum_{ij} (\bar{x}_{ij} - \bar{x}_i)^2$ traduit la variation entre familles de même père mais de mères différentes.

$nd \sum_i (\bar{x}_i - \bar{x})^2$ traduit la variation entre mâles.

(*)

A partir de cette page, dans un but de simplification typographique, le sym-

bole $\sum_{i,j,k}$ sera remplacé par $\sum_{ijk}$.

Nous pouvons résumer l'analyse de variance dans le tableau suivant :

Sources de variation	Degré de liberté	Somme des carrés	Variances
inter mâles	$s - 1$	$nd \sum_i (\bar{x}_i - \bar{x})^2$	$\frac{nd}{s-1} \sum_i (\bar{x}_i - \bar{x})^2$
inter femelles	$s(d - 1)$	$n \sum_{ij} (\bar{x}_{ij} - \bar{x}_i)^2$	$\frac{n}{s(d-1)} \sum_{ij} (\bar{x}_{ij} - \bar{x}_i)^2$
intra femelle	$sd(n - 1)$	$\sum_{ijk} (x_{ijk} - \bar{x}_{ij})^2$	$\frac{1}{sd(n-1)} \sum_{ijk} (x_{ijk} - \bar{x}_{ij})^2$
totale	$sdn - 1$	$\sum_{ijk} (x_{ijk} - \bar{x})^2$	

Nous allons maintenant exprimer ces trois variances en fonction de Q, D, S .

De la formule (9) précédemment donnée, on déduit :

$$\bar{x}_{ij} = \mu + s_i + d_{ij} + \frac{1}{n} \sum_k e_{ijk}$$

soit

$$(12) \quad \bar{x}_{ij} = \mu + s_i + d_{ij} + \bar{e}_{ij}$$

$$\bar{x}_i = \mu + s_i + \frac{1}{d} \sum_j d_{ij} + \frac{1}{d} \sum_j \bar{e}_{ij}$$

soit

$$(13) \quad \bar{x}_i = \mu + s_i + \bar{d}_i + \bar{e}_i$$

$$\bar{x} = \mu + \frac{1}{s} \sum_i s_i + \frac{1}{s} \sum_i \bar{d}_i + \frac{1}{s} \sum_i \bar{e}_i$$

soit

$$(14) \quad \bar{x} = \mu + \bar{s} + \bar{d} + \bar{e}$$

Retranchons membre à membre l'équation (12) de l'équation (9) ;
il vient :

$$(15) \quad x_{ijk} - \bar{x}_{ij} = e_{ijk} - \bar{e}_{ij}$$

Calculons alors la variance de x_{ijk} , notée pour simplifier $V(x_{ijk})$.

$$V(x_{ijk}) = \frac{1}{sd(n-1)} \sum_{ijk} (x_{ijk} - \bar{x}_{ij})^2$$

soit en vertu de (15)

$$V(x_{ijk}) = V(e_{ijk}) = Q$$

et en explicitant :

$$(16) \quad Q = \frac{1}{sd(n-1)} \sum_{ijk} (x_{ijk} - \bar{x}_{ij})^2$$

Retranchons ensuite membre à membre l'équation (13) de l'équation (12). Il vient :

$$\bar{x}_{ij} - \bar{x}_i = (d_{ij} - \bar{d}_i) + (\bar{e}_{ij} - \bar{e}_i)$$

Nous avons pour variance des $\bar{x}_{ij}$:

$$(17) \quad V(\bar{x}_{ij}) = V(d_{ij}) + V(\bar{e}_{ij}) + 2 \text{ cov}(d_{ij}, \bar{e}_{ij})$$

Le dernier terme est nul puisque les variables d et e sont indépendantes. Nous allons calculer $V(\bar{e}_{ij})$.

$$\begin{aligned} V(\bar{e}_{ij}) &= V\left(\frac{1}{n} \sum_k e_{ijk}\right) = \frac{1}{n^2} V\left(\sum_k e_{ijk}\right) \\ &= \frac{1}{n^2} \sum_k V(e_{ijk}) \end{aligned}$$

puisque les e_{ijk} sont mutuellement indépendants.

Comme $V(e_{ijk}) = Q$, nous avons :

$$V(\bar{e}_{ij}) = \frac{1}{n^2} \cdot n Q = \frac{Q}{n}$$

et l'équation (17) s'écrit :

$$V(\bar{x}_{ij}) = D + \frac{Q}{n}$$

d'où :

$$Q + n D = n V(\bar{x}_{ij})$$

ce qui peut encore s'écrire sous la forme :

$$(18) \quad Q + n D = \frac{n \sum_{ij} (\bar{x}_{ij} - \bar{x}_i)^2}{s(d-1)}$$

Enfin, nous allons calculer la variance des $\bar{x}_i$.

$$V(\bar{x}_i) = \frac{1}{s-1} \sum_i (\bar{x}_i - \bar{x})^2$$

Retranchons l'équation (14) de l'équation (13).

$$\bar{x}_i - \bar{x} = (s_i - \bar{s}) + (\bar{d}_i - \bar{d}) + (\bar{e}_i - \bar{e})$$

$$(19) \quad V(\bar{x}_i) = V(s_i) + V(\bar{d}_i) + V(\bar{e}_i) + 2 \operatorname{cov}(s_i, \bar{d}_i) \\ + 2 \operatorname{cov}(s_i, \bar{e}_i) + 2 \operatorname{cov}(\bar{d}_i, \bar{e}_i)$$

Toutes les covariances sont nulles puisque les variables e , s , d , sont mutuellement indépendantes.

Calculons alors $V(\bar{d}_i)$ et $V(\bar{e}_i)$.

$$V(\bar{d}_i) = V\left(\frac{1}{d} \sum_j d_{ij}\right) = \frac{1}{d^2} V\left(\sum_j d_{ij}\right) = \frac{1}{d^2} \sum_j V(d_{ij}) = \frac{1}{d^2} d D = \frac{D}{d}$$

Quant à la variance de $\bar{e}_i$, elle vaut :

$$V(\bar{e}_i) = V\left(\frac{1}{d} \sum_j \bar{e}_{ij}\right) = \frac{1}{d^2} \sum_j V(\bar{e}_{ij})$$

Précédemment, nous avons trouvé :

$$V(\bar{e}_{ij}) = \frac{Q}{n}$$

donc :

$$V(\bar{e}_i) = \frac{1}{d^2} \sum_j \frac{Q}{n} = \frac{1}{d^2} \frac{1}{n} d Q = \frac{Q}{nd}$$

La formule (19) s'écrit alors :

$$V(\bar{x}_i) = S + \frac{D}{d} + \frac{Q}{nd}$$

soit :

$$Q + n D + d n S = n d V(\bar{x}_i)$$

Nous avons donc :

(20)

$$Q + n D + d n S = \frac{nd}{s-1} \sum_i (\bar{x}_i - \bar{x})^2$$

Nous obtenons finalement le tableau d'analyse suivant :

Sources de variation	Degré de liberté	Somme des carrés	Estimation des variances
inter mâles	s-1	$nd \sum_i (\bar{x}_i - \bar{x})^2$	$Q + n D + d n S$
inter femelles	s(d-1)	$n \sum_{ij} (\bar{x}_{ij} - \bar{x}_i)^2$	$Q + n D$
intra femelle	sd(n-1)	$\sum_{ijk} (x_{ijk} - \bar{x}_{ij})^2$	Q

Les formules (16), (18) et (20) donnent :

$$(21) \quad D = \frac{1}{s(d-1)} \sum_{ij} (\bar{x}_{ij} - \bar{x}_i)^2 - \frac{1}{sdn(n-1)} \sum_{ijk} (x_{ijk} - \bar{x}_{ij})^2$$

$$(22) \quad S = \frac{1}{s-1} \sum_i (\bar{x}_i - \bar{x})^2 - \frac{1}{sd(d-1)} \sum_{ij} (\bar{x}_{ij} - \bar{x}_i)^2$$

L'estimation de l'héritabilité calculée maintenant à partir de la formule $h^2 = \frac{2(D+S)}{Q+D+S}$ est donc la suivante :

$$(23) \quad h^2 = 2 \frac{\frac{\sum_i (\bar{x}_i - \bar{x})^2}{s-1} + \frac{\sum_{ij} (\bar{x}_{ij} - \bar{x}_i)^2}{sd} - \frac{\sum_{ijk} (x_{ijk} - \bar{x}_{ij})^2}{sdn(n-1)}}{\frac{\sum_i (\bar{x}_i - \bar{x})^2}{s-1} + \frac{\sum_{ij} (\bar{x}_{ij} - \bar{x}_i)^2}{sd} + \frac{\sum_{ijk} (x_{ijk} - \bar{x}_{ij})^2}{sdn}}$$

2° Estimation utilisant le coefficient de régression

La méthode repose sur l'estimation de la variance génétique additive entre individus apparentés. Pour cela, on utilise la covariance génétique.

Définition : La covariance entre valeurs génétiques d'individus et valeurs génétiques des géniteurs s'appelle covariance génétique.

Son estimation suppose la connaissance des liens de parenté entre les individus. Les plus utilisés sont les suivants :

- 1 - Descendants et un parent.
- 2 - Descendants et la moyenne des deux parents.
- 3 - Demi-frères.
- 4 - Plein-frères.

Nous calculerons la covariance génétique à partir des liens de parenté 1 et 3.

a) Covariance entre descendants et un parent :

La covariance génétique entre descendants et un parent, notée $\text{cov}(D, P)$ est la covariance entre les valeurs génotypiques d'individus et les valeurs génotypiques moyennes de leurs descendants.

Si l'on suppose :

que les accouplements se font au hasard,
que les génotypes sont de viabilité égale,

alors la valeur génotypique moyenne des descendants est par définition égale à la moitié de la valeur génétique additive du parent. Nous avons donc :

$$\text{cov}(D, P) = \text{cov}\left(G, \frac{1}{2} A\right)$$

$$\text{Or, } G = A + D + I$$

Il vient alors :

$$\text{cov}(D, P) = \text{cov}\left(A + D + I, \frac{1}{2} A\right)$$

$$\text{soit, } \text{cov}(D, P) = \frac{1}{2} \text{cov}(A, A) + \frac{1}{2} \text{cov}(D, A) + \frac{1}{2} \text{cov}(I, A)$$

Le terme $\text{cov}(A, A)$ représente la variance de A : σ_A^2 . Quant aux autres termes, ils sont tous nuls puisque les variables A , D , I , sont supposées mutuellement incorréllées. Par conséquent :

$$\text{cov}(D, P) = \frac{1}{2} \sigma_A^2$$

Si l'on désigne par b_{DP} le coefficient de régression des descendants sur l'un des parents, nous avons :

$$b_{DP} = \frac{\text{cov}(D, P)}{\sigma_P^2} = \frac{\frac{1}{2} \sigma_A^2}{\sigma_P^2} = \frac{1}{2} h^2$$

(24)

$$h^2 = 2 b_{DP}$$

Nous voyons donc que l'héritabilité est égale au double du coefficient de régression des descendants sur l'un des parents.

b) Covariance entre demi-frères :

Les demi-frères ont un parent commun, le deuxième étant différent. Un groupe de demi-frères représente par exemple la descendance d'un mâle accouplé au hasard avec différentes femelles, à raison d'un descendant par accouplement. S'il y en a plusieurs, on prend la moyenne des descendants par accouplement.

La covariance cherchée est égale à la variance des moyennes de tous les groupes de demi-frères. Or, la valeur génotypique moyenne d'un groupe est par définition égale à la moitié de la valeur additive du parent commun, donc :

$$\text{cov}(D,F) = \frac{\sigma_A^2}{2} A$$

ou

$$\text{cov}(D,F) = \frac{1}{4} \sigma_A^2$$

Si l'on désigne par t_{DF} le coefficient de corrélation entre demi-frères, nous trouvons :

$$t_{DF} = \frac{\text{cov}(D,F)}{\sigma_P^2} = \frac{1}{4} \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}$$

d'où

$$h^2 = 4 t_{DF}$$

L'héritabilité est donc quatre fois plus grande que le coefficient de corrélation entre demi-frères.

B - PRECISION DES ESTIMATIONS DE L'HERITABILITE

Il est toujours utile de connaître la précision d'une estimation. Celle-ci est fonction de l'écart-type de l'estimation. Nous allons donc calculer la variance de l'héritabilité estimée à partir de la régression ou de l'analyse de variance.

1°) A partir de la régression descendants sur parents

Soit X la variable représentant les différentes mesures faites sur les N parents (mâles ou femelles), Y la variable représentant celles faites sur les N descendants (ou sur la moyenne des N familles). Nous avons vu que le coefficient de régression descendant sur un parent est :

$$b_{DF} = \frac{\text{cov}(X,Y)}{\sigma_X^2}$$

On démontre en statistique que la variance de b est :

$$(26) \quad \sigma_b^2 = \frac{1}{N-2} \left[\frac{\sigma_Y^2}{\sigma_X^2} - b^2 \right]$$

Comme $h^2 = 2 b_{DP}$, nous avons :

$$\frac{\sigma^2}{h^2} = 4 \sigma_{b_{DP}}^2$$

d'où l'on déduit l'écart-type de l'héritabilité.

2°) A partir de l'analyse de variance

OSBORNE et PATTERSON (1951) ont fait une étude détaillée de la variance de l'héritabilité estimée à partir des composantes de la variance. La méthode repose sur le fait :

qu'un rapport $z = \frac{x}{y}$ de variables continues admet approximativement pour variance :

$$\sigma_z^2 = \frac{1}{y^4} \left[y^2 \sigma_x^2 + x^2 \sigma_y^2 - 2 xy \text{ cov}(x,y) \right]$$

que pour des distributions normales, la variance Q correspondant à un nombre de degré de liberté ν est distribuée comme $\bar{Q} \chi^2 / \nu$. La variance de χ^2 étant égale à 2ν , et les variances Q, $Q + n D$, $Q + n D + d n S$ étant mutuellement indépendantes, il vient :

$$\begin{aligned}
 (27) \quad \left\{ \begin{aligned} \sigma_Q^2 &= \frac{2 Q^2}{(n-1)ds} \\ \sigma_D^2 &= \frac{2}{n^2} \left[\frac{(Q + n D)^2}{s(d-1)} + \frac{Q^2}{(n-1)ds} \right] \\ \sigma_S^2 &= \frac{2}{(dn)^2} \left[\frac{(Q + n D + d n S)^2}{s-1} + \frac{(Q + n D)^2}{s(d-1)} \right] \end{aligned} \right.
 \end{aligned}$$

Après calcul, les auteurs trouvent pour $z = \frac{D + S}{Q + D + S}$:

$$(28) \quad \sigma_z^2 = \frac{Q^2 \left[\sigma_D^2 + \sigma_S^2 + 2 \operatorname{cov}(D, S) \right] + (D + S)^2 \sigma_Q^2 - 2 Q(Q + D) \operatorname{cov}(Q, D)}{(Q + D + S)^4}$$

où $\operatorname{cov}(D, S)$, $\operatorname{cov}(Q, D)$ ont pour valeur :

$$(29) \quad \left\{ \begin{aligned} \operatorname{cov}(Q, D) &= \frac{-\sigma_Q^2}{n} \\ \operatorname{cov}(D, S) &= \frac{\sigma_Q^2 - n^2 \sigma_D^2}{n^2 d} \end{aligned} \right.$$

Comme $h^2 = 2 z$, il vient $\sigma_z^2 = 4 \sigma_z^2$, d'où l'on déduit σ_{h^2} .

Nous allons maintenant donner des exemples de calcul d'héritabilité à partir des deux méthodes précédemment citées. Auparavant, nous allons décrire le matériel utilisé.

C - APPLICATIONS NUMERIQUES

1°) Description du matériel utilisé - Mesures

En raison de sa rapidité de reproduction, utile pour des expériences génétiques, nous avons travaillé sur une souche de drosophiles sauvages capturées par J. FOURCHE en Algérie (souche sauvage "Algérie"). Ces drosophiles ont d'abord été élevées en masse pendant plusieurs générations, selon

les méthodes de J. DAVID, sur milieu stérile composé essentiellement de levure de bière sèche et de farine de maïs, à la température de 25°C. Pour démarrer notre expérience, nous avons prélevé dans ces tubes de milieu un échantillon de mâles et un échantillon de femelles moins de 12 heures après éclosion imaginale. Nous étions donc assurés que les femelles utilisées étaient vierges.

Chaque mâle a ensuite été placé avec sept à huit femelles dans un tube de milieu pendant quatre jours. Passé ce délai, chacune des femelles a été isolée dans un tube de ponte comportant une lame recouverte d'une mince couche de milieu. Le matin suivant, chaque lame a été changée et après quatre heures, nous avons prélevé vingt-cinq oeufs par lame, que nous avons placés dans des tubes de milieu. Les adultes ont été tués cinq jours après leur émergence, et conservés dans de l'alcool à 70°. Par suite des difficultés de manipulations, nous n'avons gardé que huit à dix mâles distincts, et cinq femelles par mâle.

Figure 1

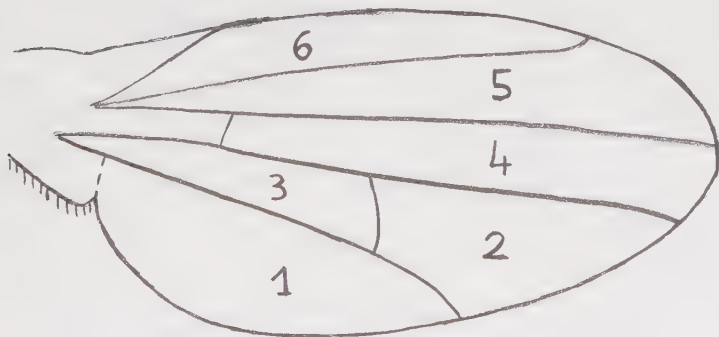
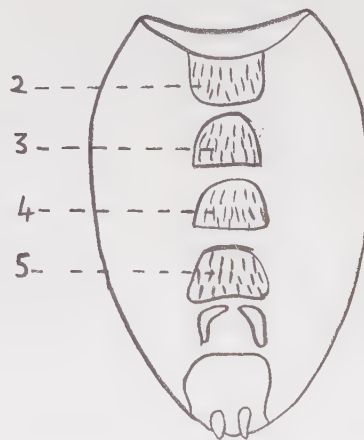


Schéma des différentes aires
d'une aile de drosophile.

Figure 2

Sternites



Abdomen d'une drosophile mâle.
(aspect ventral)

Les caractères étudiés sont :

a) les différentes aires de l'aile gauche, pour cinq descendants mâles par famille. L'aile est partagée en six régions que nous avons numérotées de 1 à 6 (voir figure 1). Pour chaque descendant, nous avons monté les ailes entre lame et lamelle afin de permettre la projection. Elles ont été dessinées après agrandissement sur une surface horizontale. Le rapport de la longueur de l'image à la longueur réelle de l'aile est de 200. L'aire de chacune des régions a été planimétrée. Les résultats (exprimés en cm^2) sont rassemblés dans les tableaux I à VI.

b) le nombre de soies sur les sternites abdominaux de cinq descendants mâles par famille. Nous ne rapporterons ici que l'étude faite sur le quatrième sternite (voir figure 2). Les résultats sont consignés dans le tableau VIII.

2°) Calcul de l'héritabilité à partir de l'analyse de la variance

Nous devons calculer

$$Q = \frac{\sum_{ijk} (x_{ijk} - \bar{x}_{ij})^2}{(n-1)ds}$$

$$Q + n D = \frac{n \sum_{ij} (\bar{x}_{ij} - \bar{x}_i)^2}{(d-1)s}$$

$$Q + n D + d n S = \frac{nd \sum_i (\bar{x}_i - \bar{x})^2}{s-1}$$

Pour la commodité des calculs, il faut développer les carrés.

Posons :

$$X_{ij} = \sum_k x_{ijk} = n \bar{x}_{ij}$$

$$X_i = \sum_{jk} x_{ijk} = n d \bar{x}_i$$

$$X = \sum_{ijk} x_{ijk} = n d s \bar{x}$$

Il vient :

$$Q = \frac{\sum_{ijk} x_{ijk}^2 - n \sum_{ij} x_{ij}^2}{(n-1)ds}$$

et avec les notations ci-dessus :

$$(30) \quad Q = \frac{\sum_{ijk} x_{ijk}^2 - \frac{\sum_{ij} x_{ij}^2}{n}}{(n-1)ds}$$

Nous trouvons de même pour $Q + n D$

$$Q + n D = \frac{n \sum_{ij} \bar{x}_{ij}^2 - nd \sum_i x_i^2}{s(d-1)}$$

$$\text{Comme } \bar{x}_{ij} = \frac{X_{ij}}{n} \text{ et, } \bar{x}_i = \frac{X_i}{nd}$$

nous avons :

$$(31) \quad Q + n D = \frac{\frac{\sum_{ij} x_{ij}^2}{n} - \frac{\sum_i x_i^2}{nd}}{s(d-1)}$$

et de même :

$$(32) \quad Q + n D + d n S = \frac{\frac{\sum_i X_i^2}{nd} - \frac{X^2}{nds}}{s-1}$$

Les calculs sont donc menés de la façon suivante :

α) on effectue

la somme des mesures à l'intérieur d'une même famille, soit X_{ij}

la somme des mesures pour les descendants du mâle i , soit X_i

la somme générale des mesures, soit X .

β) on calcule ensuite

la somme des carrés de toutes les mesures, soit $\sum_{ijk} x_{ijk}^2$

la somme des carrés des X_{ij} , soit $\sum_{ij} X_{ij}^2$

la somme des carrés des X_i , soit $\sum_i X_i^2$

le carré de la somme de toutes les mesures, soit X^2 .

γ) on utilise enfin les formules (30), (31) et (32) qui permettent de calculer Q , D et S .

Nous allons maintenant donner des exemples de calcul d'héritabilité en utilisant la méthode ci-dessus .

a) Caractère étudié : nombre de soies sur le quatrième sternite abdominal de drosophiles mâles.

Les calculs sont rassemblés dans le tableau VIII. Nous avons trouvé une héritabilité de 0,24.

Calculons maintenant la précision du résultat.

D'après les formules (27), les variances de Q , D et S ont pour valeur :

$$\left\{ \begin{array}{l} \sigma_Q^2 = \frac{2 (2,156)^2}{200} = 0,0465 \\ \sigma_D^2 = \frac{2}{25} \left[\frac{(3,610)^2}{40} + \frac{(2,156)^2}{200} \right] = 0,0280 \\ \sigma_S^2 = \frac{2}{625} \left[\frac{(3,28)^2}{9} + \frac{(3,61)^2}{40} \right] = 0,0050 \end{array} \right.$$

Remarquons que nous avons trouvé une valeur négative pour S (voir tableau VIII). Ce résultat peut surprendre car S représente une variance, et devrait donc être positif ou nul. Rappelons que la valeur trouvée n'est que l'estimation d'une variance, et ne représente donc qu'une valeur probable. Or, nous savons calculer l'intervalle de confiance d'une telle mesure ; son expression, au seuil 5%, est :

$$S \pm 2 \sigma_S, \quad \text{soit} \quad - 0,013 \pm 0,14 = - 0,15 \text{ à } 0,13$$

Toute valeur de cet intervalle peut convenir, au risque choisi, comme estimation de S. La valeur trouvée n'est donc pas significativement différente de zéro.

Les formules (29) nous donnent ensuite :

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{cov}(Q,D) = - 0,0093 \\ \text{cov}(D,S) = - 0,0052 \end{array} \right.$$

et, d'après (28), il vient :

$$\sigma_{h^2}^2 = 4 \cdot 0,0034 = 0,0136, \quad \text{d'où} \quad \sigma_{h^2} = 0,12$$

L'héritabilité du nombre de soies sur le quatrième sternite abdominal des descendants mâles vaut donc :

$$0,24 \quad (\sigma_{h^2} = 0,12)$$

b) Caractère étudié : aires des régions 1 à 6 de l'aile gauche de drosophiles mâles.

Les calculs intermédiaires sont indiqués dans les tableaux I à VI.

Nous avons trouvé :

aire n°	h^2	σ_{h^2}
1	0,26	0,13
2	0,25	0,12
3	0,14	0,07
4	0,19	0,12
5	0,06	0,10
6	0,24	0,13

Nous constatons que les aires 1, 2 et 6 ont la plus grande héritabilité. Or, remarquons sur la figure 1 que deux de ces trois régions ont des situations particulières. En effet, nous pourrions suggérer, par analogie avec l'aéronautique, qu'elles correspondent : pour l'aire n° 1 au bord de fuite, pour l'aire n° 6 au bord d'attaque d'une aile d'avion, éléments les plus importants caractérisant la qualité de l'aile.

Nous avons par conséquent partagé l'aile en trois régions essentielles : les régions 1 et 6 et la somme des autres.

Par ailleurs, des résultats expérimentaux ont conduit à la même distinction. En effet, J. DAVID a montré que, sur Drosophila melanogaster, l'aminoptérine réduit de façon considérable les marges de l'aile, particulièrement les aires que nous avons appelées 1 et 6, tandis que la partie centrale - somme des aires 2, 3, 4 et 5 - se trouve beaucoup moins modifiée.

Nous avons donc calculé l'héritabilité de l'aire (2 + 3 + 4 + 5) et nous avons trouvé (tableau VII) :

$$h^2 = 0,29 \quad (\sigma_{h^2} = 0,13)$$

3°) Calcul de l'héritabilité à partir du coefficient de régression descendant sur un parent

Signalons tout de suite qu'il faut utiliser un nombre important de mâles. Nos expériences n'ont pas été faites dans le but d'appliquer cette méthode de calcul, si bien que nous ne traiterons qu'un exemple dans le seul but de montrer une application.

Le caractère étudié est le nombre de soies sur le quatrième sternite abdominal.

Pour cette méthode, il faut connaître les résultats des mesures correspondantes effectuées sur les parents.

Nous avons calculé l'héritabilité à partir de la régression descendants sur pères.

Les mesures effectuées sur les pères sont indiquées entre parenthèses dans le tableau VIII.

Si X désigne la variable indépendante (mesures faites sur les mâles), et Y la variable dépendante (moyennes des mesures pour chaque famille), nous avons :

$$b_{DP} = \frac{\text{cov}(X,Y)}{\sigma_X^2} = \frac{\sum_i (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sum_i (x_i - \bar{x})^2}$$

soit :

$$b_{DP} = \frac{\sum_i x_i y_i - N \bar{x} \bar{y}}{\sum_i x_i^2 - N \bar{x}^2}$$

où N désigne le nombre total de mâles utilisés.

Pour chaque mâle, nous avons cinq familles distinctes. Nous avons calculé la moyenne des mesures effectuées sur les descendants à l'intérieur d'une même famille. Puis nous avons considéré comme représentative de la descendance d'un mâle l'une des moyennes prise au hasard parmi les cinq.

Nous avons obtenu le tableau suivant :

x_i :	19,0	21,0	17,0	21,0	21,0	21,0	21,0	20,0	19,0	16,0
y_i :	18,6	20,4	18,8	17,2	17,6	20,0	18,6	19,0	18,0	18,0
	$\bar{x} = 19,60$					$\bar{y} = 18,62$				

Nous avons trouvé :

$$\sum_i (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y}) = 3,280$$

$$\sum_i (x_i - \bar{x})^2 = 30,400$$

$$\sum_i (y_i - \bar{y})^2 = 9,076$$

$$b_{DP} = \frac{3,28}{30,4} = 0,108$$

$$\text{d'où } h^2 \approx 0,22$$

Calculons maintenant la variance de h^2 . D'après la formule (26) :

$$\sigma_{h^2}^2 = \frac{4}{8} \left[\frac{9,076}{30,400} - 0,108^2 \right] = 0,1434$$

$$\text{d'où } \sigma_{h^2} = 0,38$$

L'héritabilité du nombre de soies sur le quatrième sternite abdominal estimée par la régression vaut donc :

$$h^2 = 0,22 \quad (\sigma_{h^2} = 0,38)$$

Cette valeur est comparable à celle calculée à partir de l'analyse de variance ($h^2 = 0,24$) ; mais dans ce cas, l'écart-type est beaucoup plus grand du fait de l'insuffisance du nombre des mesures. En effet, la variance de b est inversement proportionnelle à $N - 2$, qui ici est seulement égal à 8.

Jusqu'à présent, nous avons considéré l'héritabilité d'un seul caractère. Or, la description d'un individu ou d'une partie de cet individu ne se réduit généralement pas à celle d'un caractère mais d'un ensemble de caractères qui s'héritent simultanément. De plus, notre point de vue a été essentiellement statique, en ce sens que nous avons étudié un caractère sur un intervalle de temps et dans des conditions telles qu'il ne présente pas de

de modification fondamentale.

En réalité, les caractères étudiés simultanément évoluent au cours du temps, ne serait-ce que quantitativement les uns par rapport aux autres. Il est donc intéressant de considérer le caractère complexe fonction de ces caractères élémentaires. On pourrait d'ailleurs montrer qu'un caractère considéré comme élémentaire peut souvent se décomposer en une série de caractères plus élémentaires, et l'on est ramené à la situation précédente.

Il est donc naturel de chercher l'héritabilité d'un tel complexe constitué à partir de caractères élémentaires. C'est ce qui fait l'objet de la deuxième partie.

DEUXIEME PARTIE

HERITABILITE

DE PLUSIEURS CARACTERES

Désignons par $X^{(p)}$ le p -ième caractère quantitatif étudié sur un individu, p appartenant à l'ensemble d'indices $[1, r]$, et par Z le caractère complexe ensemble des $X^{(p)}$.

Supposons qu'il existe une relation numérique entre la mesure z de Z et les mesures $x^{(p)}$ des caractères $X^{(p)}$, soit :

$$z = f(x^{(p)})$$

Nous nous proposons de calculer l'héritabilité d'un tel caractère. Le problème ainsi posé est trop général et dans un premier temps, nous nous sommes fixés pour f une fonction linéaire des $x^{(p)}$. Nous avons donc supposé z de la forme :

$$z = \sum_{p=1}^r a_p x^{(p)}$$

les a_p désignent des constantes.

CHAPITRE I

ESTIMATION DE L'HERITABILITE DU CARACTERE COMPLEXE Z

FONCTION LINEAIRE DES CARACTERES $X^{(p)}$

Nous n'avons envisagé que l'estimation à partir de l'analyse de variance. Le schéma expérimental est donc constitué comme précédemment. Soient

$x_{ijk}^{(p)}$ la mesure correspondant au p-ième caractère faite sur l'individu de rang k appartenant aux descendants du couple (σ_i^{π}, ϕ_j) .

$\bar{x}_{ij}^{(p)}$ la moyenne des $x_{ijk}^{(p)}$, lorsque k varie de 1 à n, pour p fixé.

$\bar{x}_i^{(p)}$ la moyenne des $\bar{x}_{ij}^{(p)}$, lorsque j varie de 1 à d pour p fixé.

$\bar{x}^{(p)}$ la moyenne des $\bar{x}_i^{(p)}$, lorsque i varie de 1 à s pour p fixé.

Rappelons que les expressions relatives au caractère z des variances inter-femelles, intra-femelle, inter-mâles, ont pour valeur :

$$\left\{ \begin{aligned} Q_Z &= \frac{\sum_{ijk} (z_{ijk} - \bar{z}_{ij})^2}{(n-1)ds} \\ Q_Z + n D_Z &= \frac{n \sum_{ij} (\bar{z}_{ij} - \bar{z}_i)^2}{s(d-1)} \\ Q_Z + n D_Z + d n S_Z &= \frac{nd \sum_i (\bar{z}_i - \bar{z})^2}{s-1} \end{aligned} \right.$$

L'estimation de l'héritabilité de z est :

$$h_z^2 = \frac{2 (D_Z + S_Z)}{Q_Z + D_Z + S_Z}$$

Nous désignerons par :

$Q_x^{(p)}$, notée en abrégé Q_p la variation à l'intérieur d'une même famille relative au caractère $x^{(p)}$ pour p fixé.

$D_x^{(p)}$, ou plus simplement D_p , la variation entre familles de même mâle pour le caractère $x^{(p)}$ fixé.

$S_x^{(p)}$, ou S_p la variation entre mâles pour le caractère $x^{(p)}$.

Enfin, z_{ijk} , $\bar{z}_{ij}$, $\bar{z}_i$, $\bar{z}$, désignent respectivement :

la k -ième mesure du caractère z pour un descendant issu du mâle i et de la femelle j ,

la moyenne des z_{ijk} pour $1 \leq k \leq n$,

la moyenne des $\bar{z}_{ij}$ pour $1 \leq j \leq d$,

la moyenne des $\bar{z}_i$ pour $1 \leq i \leq s$.

Les notations étant ainsi définies, nous allons calculer Q_z , D_z , S_z en fonction de Q_p , D_p , S_p .

Puisque $z_{ijk} = \sum_{p=1}^r a_p x_{ijk}^{(p)}$, il vient :

$$Q_z = \frac{\sum_{ijk} (z_{ijk} - \bar{z}_{ij})^2}{(n-1)ds} = \frac{\sum_{ijk} \left[\sum_p a_p x_{ijk}^{(p)} - \sum_p a_p \bar{x}_{ij}^{(p)} \right]^2}{(n-1)ds}$$

que nous pouvons encore écrire :

$$Q_z = \frac{\sum_{ijk} \left[\sum_p a_p (x_{ijk}^{(p)} - \bar{x}_{ij}^{(p)}) \right]^2}{(n-1)ds}$$

Utilisons l'identité .

$$\left[\sum_i a_i \right]^2 = \sum_i a_i^2 + 2 \sum_{\substack{i \neq i' \\ i < i'}} a_i a_{i'}$$

Nous trouvons donc :

$$Q_Z = \frac{\sum_{ijk} \sum_p a_p^2 (x_{ijk}^{(p)} - \bar{x}_{ij}^{(p)})^2}{(n-1)ds} + \frac{2 \sum_{ijk} \sum_{p < p'} a_p a_{p'} (x_{ijk}^{(p)} - \bar{x}_{ij}^{(p)}) (x_{ijk}^{(p')} - \bar{x}_{ij}^{(p')})}{(n-1)ds}$$

En permutant les signes de sommation et en posant :

$$\frac{\sum_{ijk} (x_{ijk}^{(p)} - \bar{x}_{ij}^{(p)}) (x_{ijk}^{(p')} - \bar{x}_{ij}^{(p')})}{(n-1)ds} = \text{cov}(x_{ijk}^{(p)}, x_{ijk}^{(p')})$$

que nous noterons pour simplifier les écritures $\text{cov}(i,j,k)$, il vient :

$$(33) \quad Q_Z = \sum_p a_p^2 Q_p + 2 \sum_{p < p'} a_p a_{p'} \text{cov}(i,j,k)$$

Nous avons de même :

$$Q_Z + n D_Z = \frac{n \sum_{ij} (\bar{z}_{ij} - \bar{z}_i)^2}{(d-1)s}$$

$$\text{soit encore} \quad = \frac{n \sum_{ij} \left[\sum_p a_p \bar{x}_{ij}^{(p)} - \sum_p a_p \bar{x}_i^{(p)} \right]^2}{(d-1)s}$$

$$= \frac{n \sum_{ij} \sum_p a_p^2 (\bar{x}_{ij}^{(p)} - \bar{x}_i^{(p)})^2 + 2n \sum_{ij} \sum_{p < p'} a_p a_{p'} (\bar{x}_{ij}^{(p)} - \bar{x}_i^{(p)}) (\bar{x}_{ij}^{(p')} - \bar{x}_i^{(p')})}{(d-1)s}$$

En posant :

$$\frac{\sum_{ij} (\bar{x}_{ij}^{(p)} - \bar{x}_i^{(p)}) (\bar{x}_{ij}^{(p')} - \bar{x}_i^{(p')})}{(d-1)s} = \text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(p)}, \bar{x}_{ij}^{(p')}) , \text{ noté en abrégé } \text{cov}(i,j),$$

nous trouvons :

$$(34) \quad Q_Z + n D_Z = \sum_p a_p^2 (Q_p + n D_p) + 2n \sum_{p < p'} a_p a_{p'} \text{cov}(i,j)$$

Remplaçons Q_z par la valeur trouvée ci-dessus en (33) :

$$\sum_p a_p^2 Q_p + 2 \sum_{p < p'} a_p a_{p'} \text{cov}(i, j, k) + n D_z = \sum_p a_p^2 (Q_p + n D_p) + 2n \sum_{p < p'} a_p a_{p'} \text{cov}(i, j)$$

soit après simplifications :

$$(35) \quad D_z = \sum_p a_p^2 D_p + 2 \sum_{p < p'} a_p a_{p'} \left\{ \text{cov}(i, j) - \frac{1}{n} \text{cov}(i, j, k) \right\}$$

Enfin, pour trouver S_z , on calcule :

$$Q_z + n D_z + dn S_z = \frac{nd \sum_i (\bar{z}_i - \bar{z})^2}{s - 1}$$

$$= \frac{nd \sum_i \left\{ \sum_p a_p \bar{x}_i^{(p)} - \sum_p a_p \bar{x}^{(p)} \right\}^2}{s - 1}$$

L'expression :

$$\text{cov}(\bar{x}_i^{(p)}, \bar{x}_i^{(p')}) = \frac{\sum_i (\bar{x}_i^{(p)} - \bar{x}^{(p)}) (\bar{x}_i^{(p')} - \bar{x}^{(p')})}{s - 1} \quad \text{sera notée } \text{cov}(i).$$

Il vient alors :

$$Q_z + n D_z + dn S_z = \sum_p a_p^2 (Q_p + n D_p + dn S_p) + 2nd \sum_{p < p'} a_p a_{p'} \text{cov}(i)$$

soit en utilisant l'expression (34) et en simplifiant :

$$(36) \quad S_z = \sum_p a_p^2 S_p + 2 \sum_{p < p'} a_p a_{p'} \left\{ \text{cov}(i) - \frac{1}{d} \text{cov}(i, j) \right\}$$

L'héritabilité du caractère $z = \sum_p a_p x^{(p)}$ a donc pour estimation :

$$(37) \quad h_z^2 = 2 \frac{\sum_p a_p^2 (D_p + S_p) + 2 \sum_{p < p'} a_p a_{p'} \left\{ \text{cov}(i) + \text{cov}(i, j) \left(1 - \frac{1}{d}\right) - \frac{1}{n} \text{cov}(i, j, k) \right\}}{\sum_p a_p^2 (Q_p + D_p + S_p) + 2 \sum_{p < p'} a_p a_{p'} \left\{ \text{cov}(i) + \text{cov}(i, j) \left(1 - \frac{1}{d}\right) + \text{cov}(i, j, k) \left(1 - \frac{1}{n}\right) \right\}}$$

Pour le calcul des covariances, il faut développer les formules :

$$\begin{aligned} \text{cov}(i,j,k) &= \frac{\sum_{ijk} \left(x_{ijk}^{(p)} - \bar{x}_{ij}^{(p)} \right) \left(x_{ijk}^{(p')} - \bar{x}_{ij}^{(p')} \right)}{(n-1)ds} \\ &= \frac{\sum_{ijk} x_{ijk}^{(p)} x_{ijk}^{(p')} - n \sum_{ij} \bar{x}_{ij}^{(p)} \bar{x}_{ij}^{(p')}}{(n-1)ds} \end{aligned}$$

Comme précédemment nous poserons :

$$\left\{ \begin{aligned} X_{ij}^{(p)} &= \sum_k x_{ijk}^{(p)} = n \bar{x}_{ij}^{(p)} \\ X_i^{(p)} &= \sum_{jk} x_{ijk}^{(p)} = nd \bar{x}_i^{(p)} \\ X^{(p)} &= \sum_{ijk} x_{ijk}^{(p)} = nds \bar{x}^{(p)} \end{aligned} \right.$$

Nous trouvons donc :

$$\text{cov}(i,j,k) = \frac{\sum_{ijk} x_{ijk}^{(p)} x_{ijk}^{(p')} - \frac{\sum_{ij} X_{ij}^{(p)} X_{ij}^{(p')}}{n}}{(n-1)ds}$$

Il vient de même :

$$\begin{aligned} \text{cov}(i,j) &= \frac{\sum_{ij} \left(\bar{x}_{ij}^{(p)} - \bar{x}_i^{(p)} \right) \left(\bar{x}_{ij}^{(p')} - \bar{x}_i^{(p')} \right)}{(d-1)s} \\ &= \frac{\sum_{ij} \bar{x}_{ij}^{(p)} \bar{x}_{ij}^{(p')} - d \sum_i \bar{x}_i^{(p)} \bar{x}_i^{(p')}}{(d-1)s} \end{aligned}$$

$$\text{cov}(i,j) = \frac{\sum_{ij} x_{ij}^{(p)} x_{ij}^{(p')} - \frac{\sum_i x_i^{(p)} x_i^{(p')}}{d}}{n^2 s(d-1)}$$

Nous avons enfin :

$$\text{cov}(i) = \frac{\sum_i \left(\bar{x}_i^{(p)} - \bar{x}^{(p)} \right) \left(\bar{x}_i^{(p')} - \bar{x}^{(p')} \right)}{s-1}$$

$$\text{cov}(i) = \frac{\sum_i \bar{x}_i^{(p)} \bar{x}_i^{(p')} - s \bar{x}^{(p)} \bar{x}^{(p')}}{s-1}$$

$$\text{cov}(i) = \frac{\sum_i x_i^{(p)} x_i^{(p')} - \frac{x^{(p)} x^{(p')}}{s}}{n^2 d^2 (s-1)}$$

Nous pouvons remarquer que si $z = x$, nous avons $a_1 = 1$ et $a_i = 0$ pour $2 \leq i \leq r$; nous retrouvons la formule $h_x^2 = \frac{2(D_x + S_x)}{Q_x + D_x + S_x}$.

Remarque : Nous avons cherché à déterminer en fonction des coefficients a_i la variance de l'héritabilité du caractère complexe, en utilisant la formule page 19 permettant de calculer la variance d'un rapport. Mais nous nous sommes heurtés à des difficultés d'ordre pratique du fait de la complexité des calculs. Nous avons donc procédé de la manière suivante : pour des valeurs fixées des coefficients a_i , z représente alors un caractère dont l'héritabilité a pour expression :

$$h_z^2 = \frac{2(D_z + S_z)}{Q_z + D_z + S_z}$$

Nous pouvons donc conduire les calculs comme il a été fait pour un caractère. Mais il faut bien remarquer que ceci n'est valable que dans le cas où l'on se donne la structure du caractère complexe z par les coefficients a_1 .

Nous allons maintenant donner quelques exemples de calcul d'héritabilité à partir de la formule (37).

CHAPITRE II

APPLICATIONS NUMERIQUES

Reprenons les mesures correspondant aux différentes aires 1 à 6 de l'aile gauche chez les drosophiles mâles.

1°) Cas où $z = a_1 x_1 + a_2 x_2$

La formule (37) nous donne :

$$(38) \quad h_z^2 = 2 \frac{a_1^2 (D_1 + S_1) + a_2^2 (D_2 + S_2) + 2 a_1 a_2 \left\{ \text{cov}(i) + \text{cov}(i,j)(1 - \frac{1}{d}) - \frac{1}{n} \text{cov}(i,j,k) \right\}}{a_1^2 (Q_1 + D_1 + S_1) + a_2^2 (Q_2 + D_2 + S_2) + 2 a_1 a_2 \left\{ \text{cov}(i) + \text{cov}(i,j)(1 - \frac{1}{d}) + \text{cov}(i,j,k)(1 - \frac{1}{n}) \right\}}$$

Si x_1 représente l'aire n° 1, x_2 l'aire n° 6, nous avons :

$$\left\{ \begin{array}{l} Q_1 = 12,7080 \\ D_1 = 1,8745 \\ S_1 = 0 \end{array} \right. \quad \left\{ \begin{array}{l} Q_2 = 5,4990 \\ D_2 = 0,6252 \\ S_2 = 0,1293 \end{array} \right.$$

$$n = 5 \quad d = 5 \quad s = 8$$

Le calcul des trois covariances est rassemblé dans le tableau IX.

Nous avons trouvé :

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{cov}(i,j,k) = 0,9086 \\ \text{cov}(i,j) = 0,9615 \\ \text{cov}(i) = 0,5245 \end{array} \right.$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{cov}(i) + \text{cov}(i,j) \left(1 - \frac{1}{d}\right) - \frac{1}{n} \text{cov}(i,j,k) = 1,1120 \\ \text{cov}(i) + \text{cov}(i,j) \left(1 - \frac{1}{d}\right) + \text{cov}(i,j,k) \left(1 - \frac{1}{n}\right) = 2,0206 \end{array} \right.$$

La formule (38) donne donc, dans cet exemple numérique :

$$h_z^2 = 2 \frac{1,8745 a_1^2 + 0,7545 a_2^2 + 2,2240 a_1 a_2}{14,5825 a_1^2 + 6,2535 a_2^2 + 4,0412 a_1 a_2}$$

expression de l'héritabilité de z en fonction de coefficients a_1 et a_2 arbitraires. Nous allons donner à a_1 et a_2 des valeurs particulières :

a) Cas où $z = x + y$:

$$\begin{array}{l} a_1 = 1 \quad a_2 = 1 \\ h_z^2 = \frac{4,8530}{12,4382} = 0,39 \quad (\sigma_{h^2} = 0,14) \end{array}$$

b) Cas où $z = x - y$:

$$\begin{array}{l} a_1 = 1 \quad a_2 = -1 \\ h_z^2 = 0,05 \quad (\sigma_{h^2} = 0,10) \end{array}$$

c) Cas où $z = 2x_1 + x_2$:

$$\begin{array}{l} a_1 = 2 \quad a_2 = 1 \\ h_z^2 = 0,35 \quad (\sigma_{h^2} = 0,14) \end{array}$$

d) Cas où $z = x_1 + 2x_2$:

$$\begin{array}{l} a_1 = 1 \quad a_2 = 2 \\ h_z^2 = 0,39 \quad (\sigma_{h^2} = 0,15) \end{array}$$

2°) Cas où z est fonction linéaire de 3 caractères

Nous avons alors :

$$z = a_1 x_1 + a_2 x_2 + a_3 x_3$$

Prenons pour x_1 les mesures de l'aire n° 1, pour x_2 les mesures de la somme des aires n° 2, 3, 4 et 5 ; pour x_3 les mesures de l'aire n° 6.

$$\left\{ \begin{array}{l} Q_1 = 12,7080 \\ D_1 = 1,8745 \\ S_1 = 0 \end{array} \right. \quad \left\{ \begin{array}{l} Q_2 = 68,7113 \\ D_2 = 11,8801 \\ S_2 = 0 \end{array} \right. \quad \left\{ \begin{array}{l} Q_3 = 5,4990 \\ D_3 = 0,6252 \\ S_3 = 0,1293 \end{array} \right.$$

Il faut calculer les covariances

entre les aires 1 et 6 (tableau IX)

entre les aires 1 et (2 + 3 + 4 + 5) (tableau X)

entre les aires 6 et (2 + 3 + 4 + 5) (tableau XI)

Nous avons trouvé :

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{cov}(x_{ijk}^{(1)}, x_{ijk}^{(2)}) = 16,2245 \\ \text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(1)}, \bar{x}_{ij}^{(2)}) = 7,1540 \\ \text{cov}(\bar{x}_i^{(1)}, \bar{x}_i^{(2)}) = 1,3040 \end{array} \right. \quad \left\{ \begin{array}{l} \text{cov}(x_{ijk}^{(1)}, x_{ijk}^{(3)}) = 0,9086 \\ \text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(1)}, \bar{x}_{ij}^{(3)}) = 0,9615 \\ \text{cov}(\bar{x}_i^{(1)}, \bar{x}_i^{(3)}) = 0,5245 \end{array} \right.$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{cov}(x_{ijk}^{(2)}, x_{ijk}^{(3)}) = 3,2245 \\ \text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(2)}, \bar{x}_{ij}^{(3)}) = 2,9257 \\ \text{cov}(\bar{x}_i^{(2)}, \bar{x}_i^{(3)}) = 0,8889 \end{array} \right.$$

Posons :

$$\left\{ \begin{aligned} \alpha_{12} &= \text{cov}(\bar{x}_i^{(1)}, \bar{x}_i^{(2)}) + (1 - \frac{1}{d}) \text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(1)}, \bar{x}_{ij}^{(2)}) - \frac{1}{n} \text{cov}(x_{ijk}^{(1)}, x_{ijk}^{(2)}) \\ \alpha_{13} &= \text{cov}(\bar{x}_i^{(1)}, \bar{x}_i^{(3)}) + (1 - \frac{1}{d}) \text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(1)}, \bar{x}_{ij}^{(3)}) - \frac{1}{n} \text{cov}(x_{ijk}^{(1)}, x_{ijk}^{(3)}) \\ \alpha_{23} &= \text{cov}(\bar{x}_i^{(2)}, \bar{x}_i^{(3)}) + (1 - \frac{1}{d}) \text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(2)}, \bar{x}_{ij}^{(3)}) - \frac{1}{n} \text{cov}(x_{ijk}^{(2)}, x_{ijk}^{(3)}) \end{aligned} \right.$$

$$\left\{ \begin{aligned} \beta_{12} &= \text{cov}(\bar{x}_i^{(1)}, \bar{x}_i^{(2)}) + (1 - \frac{1}{d}) \text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(1)}, \bar{x}_{ij}^{(2)}) + (1 - \frac{1}{n}) \text{cov}(x_{ijk}^{(1)}, x_{ijk}^{(2)}) \\ \beta_{13} &= \text{cov}(\bar{x}_i^{(1)}, \bar{x}_i^{(3)}) + (1 - \frac{1}{d}) \text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(1)}, \bar{x}_{ij}^{(3)}) + (1 - \frac{1}{n}) \text{cov}(x_{ijk}^{(1)}, x_{ijk}^{(3)}) \\ \beta_{23} &= \text{cov}(\bar{x}_i^{(2)}, \bar{x}_i^{(3)}) + (1 - \frac{1}{d}) \text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(2)}, \bar{x}_{ij}^{(3)}) + (1 - \frac{1}{n}) \text{cov}(x_{ijk}^{(2)}, x_{ijk}^{(3)}) \end{aligned} \right.$$

Nous trouvons :

$$\begin{aligned} \alpha_{12} &= 3,7823 & \alpha_{13} &= 1,1120 & \alpha_{23} &= 2,5846 \\ \beta_{12} &= 20,0068 & \beta_{13} &= 2,0206 & \beta_{23} &= 5,8091 \end{aligned}$$

et l'héritabilité de l'aire ($a_1 x_1 + a_2 x_2 + a_3 x_3$) vaut :

$$h^2 = \frac{a_1^2 (D_1 + S_1) + a_2^2 (D_2 + S_2) + a_3^2 (D_3 + S_3) + 2 a_1 a_2 \alpha_{12} + 2 a_1 a_3 \alpha_{13} + 2 a_2 a_3 \alpha_{23}}{a_1^2 (Q_1 + D_1 + S_1) + a_2^2 (Q_2 + D_2 + S_2) + a_3^2 (Q_3 + D_3 + S_3) + 2 a_1 a_2 \beta_{12} + 2 a_1 a_3 \beta_{13} + 2 a_2 a_3 \beta_{23}}$$

soit en fonction des résultats expérimentaux :

$$h^2 = \frac{1,8745 a_1^2 + 11,8801 a_2^2 + 0,7545 a_3^2 + 7,5646 a_1 a_2 + 2,2240 a_1 a_3 + 5,1692 a_2 a_3}{14,5825 a_1^2 + 80,5914 a_2^2 + 6,2535 a_3^2 + 40,0136 a_1 a_2 + 4,0412 a_1 a_3 + 11,6182 a_2 a_3}$$

Donnons à ces trois coefficients des valeurs particulières :

a) Cas où $z = x_1 + x_2 + x_3$

Alors $a_1 = a_2 = a_3 = 1$. On trouve : $h_z^2 = 0,19$ ($\sigma_{h^2} = 0,12$)

b) Cas où $z = x_1 + x_2 + 10 x_3$

Il vient : $h_z^2 = 0,29$ ($\sigma_{h^2} = 0,13$)

Nous constatons d'après les précédents exemples numériques que selon la valeur des coefficients a_p , l'héritabilité du caractère $z = \sum a_p x^{(p)}$ varie. Or les coefficients a_p définissent la structure du caractère complexe z par rapport aux caractères élémentaires $x^{(p)}$.

Nous sommes ainsi amenés à étudier les variations de l'héritabilité : en particulier, nous allons chercher si une structure privilégiée ne tend pas à s'installer, c'est-à-dire si pour un ensemble de valeurs des coefficients a_p , l'héritabilité du caractère complexe z peut prendre une valeur maximum. On peut également envisager l'étude du cas où l'héritabilité a une valeur minimum, quoique du point de vue de la sélection, cette structure n'a pas beaucoup d'importance car elle sera toujours supplantée par une autre correspondant à une héritabilité plus forte.

Remarque : On rencontre en biologie des caractères se présentant sous forme d'un produit de plusieurs caractères. Par exemple, si

R désigne la récolte totale d'un fruit,
 n le nombre moyen de fruits par pied,
 p le poids moyen d'un fruit,

alors : $R = n p$.

Pour sélectionner la récolte, on pratique une sélection sur chacun des caractères pris séparément.

On peut donc se poser la question suivante : ne serait-il pas possible d'affecter le caractère n d'un exposant a_1 et le caractère p d'un exposant a_2 de sorte que l'héritabilité du caractère

$$z = (n)^{a_1} (p)^{a_2}$$

soit maximum ?

D'une manière générale, si le caractère complexe z est de la forme

$$z = \prod_{i=1}^r (x_i)^{a_i}$$

peut-on déterminer les exposants a_i pour que l'héritabilité de z soit maximum ?

Ce problème se ramène à celui que nous allons étudier. En effet, le logarithme de z se présente alors sous forme d'une combinaison linéaire des logarithmes des x_i :

$$\log z = \sum_{i=1}^r a_i \log (x_i)$$

Comme les logarithmes sont des fonctions monotones, lorsque l'héritabilité de logarithme de z sera extremum, il en sera de même pour celle de z .

Nous sommes donc ramenés au cas envisagé précédemment.

T R O I S I E M E P A R T I E

E X T R E M A D E L ' H E R I T A B I L I T E

D E P L U S I E U R S C A R A C T E R E S

Le problème que nous nous posons est donc le suivant : étant donné r caractères et z une fonction linéaire de ces caractères s'exprimant sous la forme $\sum_p a_p x^{(p)}$, pour quelles valeurs des a_p l'héritabilité de z est-elle extremum ?

Reprenons la formule générale de l'héritabilité (37) page 34 et remarquons qu'elle représente le rapport de deux formes quadratiques des a_p .

Posons :

$$h_z^2 = 2 \frac{f}{g} = 2 \lambda$$

et introduisons l'expression :

$$U = f - \lambda g$$

où λ est un paramètre réel. Elle représente un faisceau de formes quadratiques dont nous allons étudier les propriétés extrémales.

CHAPITRE I

RAPPELS SUR LA THEORIE D'UN FAISCEAU DE FORMES QUADRATIQUES

Afin de conserver les notations habituelles, nous désignerons les valeurs de la variable par x , et les formes quadratiques f et g par $A(x,x)$ et $B(x,x)$.

Considérons le faisceau de formes quadratiques :

$$(39) \quad A(x,x) - \lambda B(x,x) \quad \text{où } \lambda \in \mathbb{R}$$

Lorsque la forme quadratique $B(x,x)$ est définie positive, le faisceau (39) est dit régulier.

Nous avons :

$$A(x,x) = \sum_{i,j=1}^n a_{ij} x_i x_j$$

et

$$B(x,x) = \sum_{i,j=1}^n b_{ij} x_i x_j$$

Posons :

$$A = (a_{ij}) \quad \text{et} \quad B = (b_{ij})$$

L'équation :

$$(40) \quad | A - \lambda B | = 0$$

est dite "équation caractéristique" du faisceau. Soit λ_0 une racine de cette équation. La matrice $A - \lambda_0 B$ est singulière. Il existe donc un vecteur colonne

$$z^0 = \begin{bmatrix} z_{10} \\ \vdots \\ z_{n0} \end{bmatrix} \quad \text{non nul tel que :}$$

$$(41) \quad (A - \lambda_0 B) z^0 = 0 \quad \Leftrightarrow \quad A z^0 = \lambda_0 B z^0$$

Le nombre λ_0 est appelé "valeur propre" du faisceau et z^0 un "vec-
teur propre" du faisceau.

Théorème :

L'équation caractéristique d'un faisceau régulier

$$A(x, x) - \lambda B(x, x)$$

admet n racines réelles λ_k . Les vecteurs propres associés

$$z^k = \begin{bmatrix} z_{1k} \\ \vdots \\ z_{nk} \end{bmatrix} \quad (k = 1, 2, \dots, n), \text{ tels que } A z^k = \lambda_k B z^k$$

peuvent être choisis de sorte que

$$(42) \quad B(z^i, z^j) = \delta_{ij} \quad \text{avec} \quad \delta_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{si } i = j \\ 0 & \text{si } i \neq j \end{cases}$$

On trouvera la démonstration de ce théorème dans "The Theory of Matrices" de GANTMACHER, page 311.

La relation (42) implique que les vecteurs $z^1, z^2, \dots, z^n$ sont linéairement indépendants. En effet, si

$$\sum_{i=1}^n c_i z^i = 0$$

$$\text{on a :} \quad 0 = B(z^i, \sum_{i=1}^n c_i z^i) = \sum_{k=1}^n c_i B(z^i, z^k) = c_i$$

d'où $c_i = 0$.

Soit Z la matrice carrée formée par les vecteurs colonnes $z^1, z^2, \dots, z^n$ vérifiant l'équation (42).

$$Z = (z_{ij}) \quad \text{avec} \quad \begin{cases} 1 \leq i \leq n \\ 1 \leq j \leq n \end{cases}$$

Z est dite "matrice principale" du faisceau. La matrice Z est régulière ($|Z| \neq 0$) puisque les vecteurs colonnes sont linéairement indépendants.

Désignons par t_z^i le vecteur transposé de $z^i = \begin{bmatrix} z_{1i} \\ \vdots \\ z_{ni} \end{bmatrix}$

La relation (42) s'écrit encore :

$$(43) \quad t_z^i B z^j = \delta_{ij} \quad (i, j = 1, 2 \dots n)$$

En multipliant les deux membres de $A z^j = \lambda_j B z^j$ par t_z^i , il vient :

$$(44) \quad t_z^i A z^j = \lambda_j t_z^i B z^j = \lambda_j \delta_{ij}$$

En utilisant la matrice Z, (43) et (44) s'écrivent :

$$t_Z B Z = I \quad \text{et} \quad t_Z A Z = \begin{bmatrix} \lambda_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \ddots & & \vdots \\ \vdots & & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & \lambda_n \end{bmatrix}$$

où I désigne la matrice unité d'ordre n.

Ces formules montrent que la transformation non singulière :

$$x = Z y \quad \text{avec} \quad y = \begin{bmatrix} y_1 \\ \vdots \\ y_n \end{bmatrix}$$

réduit les formes quadratiques $A(x, x)$ et $B(x, x)$ en somme de carrés. En effet

$$A(x, x) = t_x A x = t_y t_Z A Z y = t_y \begin{bmatrix} \lambda_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \ddots & & \vdots \\ \vdots & & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & \lambda_n \end{bmatrix} y = \sum_{i=1}^n \lambda_i y_i^2$$

et

$$B(x,x) = {}^t_x B x = {}^t_y {}^t_Z B Z y = {}^t_y I y = \sum_{i=1}^n y_i^2$$

Ceci caractérise la matrice principale Z.

Propriétés extrémales des valeurs propres d'un faisceau régulier de formes quadratiques

Considérons toujours les deux formes quadratiques :

$$A(x,x) = \sum_{i,j=1}^n a_{ij} x_i x_j$$

et

$$B(x,x) = \sum_{i,j=1}^n b_{ij} x_i x_j$$

Désignons par $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$ les valeurs propres du faisceau, et supposons qu'elles soient rangées par ordre croissant :

$$\lambda_1 \leq \lambda_2 \leq \dots \leq \lambda_n$$

Le vecteur propre associé à λ_k est noté :

$$z^k = \begin{bmatrix} z_{1k} \\ \vdots \\ z_{nk} \end{bmatrix} \quad \text{avec } k = 1, 2, \dots, n.$$

Déterminons les extrema du rapport des formes quadratiques :

$$\frac{A(x,x)}{B(x,x)} \quad (x \neq 0)$$

Dans ce but, il est utile d'utiliser la transformation

$$x = Z y \quad (x_i = \sum_{j=1}^n z_{ij} y_j \quad ; \quad i=1, 2, \dots, n)$$

où $Z = (z_{ij})$ est la matrice principale du faisceau $A - \lambda B$.

D'après ce qui précède, nous avons :

$$\frac{A(x,x)}{B(x,x)} = \frac{\lambda_1 y_1^2 + \lambda_2 y_2^2 + \dots + \lambda_n y_n^2}{y_1^2 + y_2^2 + \dots + y_n^2}$$

Cette expression peut s'interpréter comme le barycentre des points d'abscisses $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$, situés sur un axe et affectés des coefficients $y_1^2, y_2^2, \dots, y_n^2$.

Nous en déduisons donc que :

$$\lambda_1 \leq \frac{A(x,x)}{B(x,x)} \leq \lambda_n$$

$$\text{d'où} \quad \left\{ \begin{array}{l} \min. \frac{A(x,x)}{B(x,x)} = \lambda_1 \\ \max. \frac{A(x,x)}{B(x,x)} = \lambda_n \end{array} \right.$$

Conclusion : Pour déterminer le rapport de deux formes quadratiques se présentant sous la forme $\frac{A(x,x)}{B(x,x)}$, il faut calculer les "valeurs propres" du faisceau $A - \lambda B$, c'est-à-dire calculer

$$|A - \lambda B| = 0$$

La plus petite des valeurs propres correspond à la valeur minimum du rapport $\frac{A(x,x)}{B(x,x)}$, et la plus grande au maximum.

CHAPITRE II

APPLICATIONS NUMERIQUES

Reprenons la formule générale de l'héritabilité de plusieurs caractères, donnée par l'expression (37).

Nous avons : $h_z^2 = 2 \frac{f}{g} = 2 \lambda$. Les deux matrices symétriques A et B associées respectivement aux formes quadratiques f et g ont pour expression :

$$A = \begin{bmatrix} D_1 + S_1 & \alpha_{12} & \alpha_{13} & \dots & \alpha_{1r} \\ & D_2 + S_2 & \alpha_{23} & & \alpha_{2r} \\ & & D_3 + S_3 & & \\ & & & \ddots & \\ & & & & D_r + S_r \end{bmatrix}$$

avec :

$$\alpha_{12} = \text{cov}(\bar{x}_i^{(1)}, \bar{x}_i^{(2)}) + \text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(1)}, \bar{x}_{ij}^{(2)}) \left(1 - \frac{1}{d}\right) - \frac{1}{n} \text{cov}(x_{ijk}^{(1)}, x_{ijk}^{(2)})$$

$$\alpha_{13} = \text{cov}(\bar{x}_i^{(1)}, \bar{x}_i^{(3)}) + \text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(1)}, \bar{x}_{ij}^{(3)}) \left(1 - \frac{1}{d}\right) - \frac{1}{n} \text{cov}(x_{ijk}^{(1)}, x_{ijk}^{(3)})$$

etc

*

Dans ce qui suit, lorsqu'une matrice carrée sera écrite d'une manière incomplète, il est sous-entendu qu'il s'agira d'une matrice symétrique.

et :

$$B = \begin{bmatrix} Q_1 + D_1 + S_1 & \beta_{12} & \dots & \beta_{1r} \\ & Q_2 + D_2 + S_2 & & \beta_{2r} \\ & & \ddots & \vdots \\ & & & Q_r + D_r + S_r \end{bmatrix}$$

$$\beta_{12} = \text{cov}(\bar{x}_i^{(1)}, \bar{x}_i^{(2)}) + \text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(1)}, \bar{x}_{ij}^{(2)}) \left(1 - \frac{1}{d}\right) + \text{cov}(x_{ijk}^{(1)}, x_{ijk}^{(2)}) \left(1 - \frac{1}{n}\right)$$

$$\beta_{13} = \text{cov}(\bar{x}_i^{(1)}, \bar{x}_i^{(3)}) + \text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(1)}, \bar{x}_{ij}^{(3)}) \left(1 - \frac{1}{d}\right) + \text{cov}(x_{ijk}^{(1)}, x_{ijk}^{(3)}) \left(1 - \frac{1}{n}\right)$$

Nous allons appliquer la méthode à quelques exemples numériques.

1°) Cas de deux caractères

Nous avons repris les mesures faites sur l'aire n° 1 et l'aire n° 6. Le caractère complexe z est de la forme :

$$z = a_1 x_1 + a_2 x_2 \quad \begin{cases} x_1 = \text{aire n° 1} \\ x_2 = \text{aire n° 6} \end{cases}$$

Les matrices A et B s'écrivent :

$$A = \begin{bmatrix} D_1 + S_1 & \alpha_{12} \\ \alpha_{12} & D_2 + S_2 \end{bmatrix}$$

$$B = \begin{bmatrix} Q_1 + D_1 + S_1 & \beta_{12} \\ \beta_{12} & Q_2 + D_2 + S_2 \end{bmatrix}$$

Il faut calculer les valeurs de λ données par :

$$| A - \lambda B | = 0$$

Rappelons que :

$$\begin{cases} Q_1 = 12,7080 \\ D_1 = 1,8745 \\ S_1 = 0 \end{cases} \quad \begin{cases} Q_2 = 5,4990 \\ D_2 = 0,6252 \\ S_2 = 0,1293 \end{cases} \quad \begin{cases} \alpha_{12} = 1,1120 \\ \beta_{12} = 2,0206 \end{cases}$$

Nous avons donc :

$$A = \begin{bmatrix} 1,8745 & 1,1120 \\ 1,1120 & 0,7545 \end{bmatrix} \quad \text{et} \quad B = \begin{bmatrix} 14,5825 & 2,0206 \\ 2,0206 & 6,2535 \end{bmatrix}$$

$$\text{et } | A - \lambda B | = \begin{vmatrix} 1,8745 - 14,5825 \lambda & 1,1120 - 2,0206 \lambda \\ 1,1120 - 2,0200 \lambda & 0,7545 - 6,2535 \lambda \end{vmatrix} = 0$$

Nous trouvons :

$$\begin{cases} \lambda_1 = 0,0102 \\ \lambda_2 = 0,1990 \end{cases}$$

Les valeurs de l'héritabilité sont :

0,02 pour le minimum,

0,40 pour le maximum.

Calculons les composantes des vecteurs propres associés aux valeurs propres. Rappelons qu'elles ne sont définies qu'à une homothétie près, donc proportionnelles à a_1 et a_2 .

$$A \begin{bmatrix} a_1^{(1)} \\ a_2^{(1)} \end{bmatrix} = \lambda_1 B \begin{bmatrix} a_1^{(1)} \\ a_2^{(1)} \end{bmatrix}$$

$$\text{et } A \begin{bmatrix} a_1^{(2)} \\ a_2^{(2)} \end{bmatrix} = \lambda_2 B \begin{bmatrix} a_1^{(2)} \\ a_2^{(2)} \end{bmatrix}$$

Pour le vecteur propre correspondant à λ_1 , nous avons :

$$1,8745 a_1^{(1)} + 1,1120 a_2^{(1)} = 0,0102 (14,5825 a_1^{(1)} + 2,0206 a_2^{(1)})$$

Fixons-nous $a_1^{(1)} = 1$.

Il vient $a_2^{(1)} = -1,58$

Le caractère complexe d'héritabilité minimum a donc pour structure possible $z = x_1 - 1,58 x_2$, ou approximativement :

$$z = 2 x_1 - 3 x_2$$

Un vecteur propre correspondant à λ_2 a pour composantes :

$$\begin{cases} a_1^{(2)} = 1 \\ a_2^{(2)} = 1,45 \end{cases}$$

L'une des structures possibles pour z correspondant à une héritabilité maximum est sensiblement :

$$z = 2 x_1 + 3 x_2$$

Remarque : La valeur de h^2 peut se retrouver par la formule (38), dans laquelle on fait $a_1 = 2, a_2 = 3$. On trouve $h^2 = 0,40$.

2°) Cas de trois caractères

a) Nous avons pris uniquement à titre d'application de formule pour caractère x_1 l'aire n° 1, pour caractère x_2 l'aire n° 3, et pour caractère x_3 l'aire n° 6. Nous avons :

$$\begin{cases} Q_1 = 12,7080 \\ D_1 = 1,8745 \\ S_1 = 0 \end{cases} \quad \begin{cases} Q_2 = 3,1804 \\ D_2 = 0,2324 \\ S_2 = 0,0045 \end{cases} \quad \begin{cases} Q_3 = 5,4990 \\ D_3 = 0,6252 \\ S_3 = 0,1293 \end{cases}$$

Les calculs des covariances entre les aires 1 et 3 et les aires 3 et 6 sont rassemblés dans les tableaux XII et XIII.

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{cov}(x_{ijk}^{(1)}, x_{ijk}^{(2)}) = 2,1367 \\ \text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(1)}, \bar{x}_{ij}^{(2)}) = 1,2392 \\ \text{cov}(\bar{x}_i^{(1)}, \bar{x}_i^{(2)}) = 0,3176 \end{array} \right. \quad \left\{ \begin{array}{l} \text{cov}(x_{ijk}^{(1)}, x_{ijk}^{(3)}) = 0,9086 \\ \text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(1)}, \bar{x}_{ij}^{(3)}) = 0,9615 \\ \text{cov}(\bar{x}_i^{(1)}, \bar{x}_i^{(3)}) = 0,5245 \end{array} \right.$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{cov}(x_{ijk}^{(2)}, x_{ijk}^{(3)}) = 0,6992 \\ \text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(2)}, \bar{x}_{ij}^{(3)}) = 0,4443 \\ \text{cov}(\bar{x}_i^{(2)}, \bar{x}_i^{(3)}) = 0,2415 \end{array} \right.$$

Les matrices A et B ont pour expression :

$$A = \begin{bmatrix} 1,8745 & 0,8816 & 1,1120 \\ 0,8816 & 0,2369 & 0,4571 \\ 1,1120 & 0,4571 & 0,7545 \end{bmatrix}$$

$$B = \begin{bmatrix} 14,5825 & 3,0183 & 2,0206 \\ 3,0183 & 3,4173 & 1,1565 \\ 2,0206 & 1,1565 & 6,2535 \end{bmatrix}$$

et les vecteurs propres du faisceau $A - \lambda B$ nous ont conduit à une équation du 3ème degré en λ :

$$- 235,3108 \lambda^3 + 42,3172 \lambda^2 + 2,0139 \lambda - 0,0397 = 0$$

Le calcul des coefficients de cette équation et de ses racines a

été effectué par un ordinateur "1620 - IBM" (Centre de Calcul Numérique, Faculté des Sciences de Lyon).

Les racines ont pour valeur

$$\left\{ \begin{array}{l} \lambda_1 = - 0,05 \\ \lambda_2 = + 0,02 \\ \lambda_3 = + 0,22 \end{array} \right. \quad \text{d'où} \quad \left\{ \begin{array}{l} h_1^2 = - 0,10 \\ h_2^2 = + 0,04 \\ h_3^2 = + 0,44 \end{array} \right.$$

Nous ne considérerons que la valeur maximum de l'héritabilité puisque c'est celle qui, d'un point de vue pratique, a le plus d'importance. Les coefficients a_p correspondants sont donnés par :

$$A \begin{bmatrix} a_1^{(3)} \\ a_2^{(3)} \\ a_3^{(3)} \end{bmatrix} = 0,22 \quad B \begin{bmatrix} a_1^{(3)} \\ a_2^{(3)} \\ a_3^{(3)} \end{bmatrix}$$

Nous avons trouvé, à un scalaire multiplicatif près :

$$\left\{ \begin{array}{l} a_1^{(3)} = 1 \\ a_2^{(3)} = 1,09 \\ a_3^{(3)} = 1,52 \end{array} \right.$$

L'une des structures possibles à héritabilité maximum est :

$$z = x_1 + x_2 + 1,5 x_3$$

b) Dans cet exemple, les 3 caractères considérés sont :

$$\left\{ \begin{array}{l} x_1 : \text{aire de la région 1} \\ x_2 : \quad - \quad - \quad 2 + 3 + 4 + 5 \\ x_3 : \quad - \quad - \quad 6 \end{array} \right.$$

Rappelons les résultats déjà mentionnés page 39.

$$\left\{ \begin{array}{l} Q_1 = 12,7080 \\ D_1 = 1,8745 \\ S_1 = 0 \end{array} \right. \quad \left\{ \begin{array}{l} Q_2 = 68,7113 \\ D_2 = 11,8801 \\ S_2 = 0 \end{array} \right. \quad \left\{ \begin{array}{l} Q_3 = 5,4990 \\ D_3 = 0,6252 \\ S_3 = 0,1293 \end{array} \right.$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \alpha_{12} = 3,7823 \\ \alpha_{13} = 1,1120 \\ \alpha_{23} = 2,5846 \end{array} \right. \quad \left\{ \begin{array}{l} \beta_{12} = 20,0068 \\ \beta_{13} = 2,0206 \\ \beta_{23} = 5,8091 \end{array} \right.$$

Les matrices A et B s'écrivent alors :

$$A = \begin{bmatrix} 1,8745 & 3,7823 & 1,1120 \\ 3,7823 & 11,8801 & 2,5846 \\ 1,1120 & 2,5846 & 0,7545 \end{bmatrix}$$

$$B = \begin{bmatrix} 14,5825 & 20,0068 & 2,0206 \\ 20,0068 & 80,5914 & 5,8091 \\ 2,0206 & 5,8091 & 6,2535 \end{bmatrix}$$

L'expression de $\det(A - \lambda B) = 0$ conduit à l'équation suivante du 3ème degré en λ :

$$- 4494,7 \lambda^3 + 1310,8 \lambda^2 - 76,9 \lambda + 0,5 = 0$$

Les calculs, effectués comme précédemment, nous ont donné :

$$\left\{ \begin{array}{l} \lambda_1 = 0,008 \\ \lambda_2 = 0,069 \\ \lambda_3 = 0,214 \end{array} \right.$$

La valeur de l'héritabilité maximum est donc $2 \lambda_3 \approx 0,43$

Calculons les composantes $a_1^{(3)}$, $a_2^{(3)}$, $a_3^{(3)}$ correspondant à λ_3 .

Après résolution du système :

$$A \begin{bmatrix} a_1^{(3)} \\ a_2^{(3)} \\ a_3^{(3)} \end{bmatrix} = \lambda_3 B \begin{bmatrix} a_1^{(3)} \\ a_2^{(3)} \\ a_3^{(3)} \end{bmatrix}$$

il vient, à une homothétie près :

$$\begin{cases} a_1^{(3)} = 1 \\ a_2^{(3)} = 0,45 \\ a_3^{(3)} = 2,22 \end{cases}$$

L'une des expressions de la structure à héritabilité maximum est donc :

$$z \approx 2 x_1 + x_2 + 4,5 x_3$$

QUATRIEME PARTIE

CONCLUSIONS GENERALES

Des difficultés rencontrées et des solutions partielles qui ont été apportées, nous pouvons tirer des conclusions de deux ordres, théorique et pratique, tant sur le plan biologique que sur le plan mathématique.

Nous allons essayer de les distinguer, dans la mesure du possible.

CHAPITRE I

CONCLUSIONS BIOLOGIQUES

Les principales questions d'ordre biologique que nous nous sommes posées sont les suivantes :

1°) D'abord, on peut discuter de la définition même de l'héritabilité. C'est un concept biologique qui s'appuie sur l'expérience et qui donne la valeur de l'héritabilité pour un échantillon déterminé.

Mais on pourrait penser à une définition plus abstraite, traduisant la fraction héritable qui pourrait passer d'une génération à l'autre. Du point de vue théorique, on pourrait en effet considérer l'héritabilité comme une aléatoire définie à partir de tous les produits potentiels, obtenus en

croisant les mâles et les femelles de toutes les manières possibles. Il faudrait donc connaître, pour les nombres n , d , s fixés, la distribution de fréquence de l'héritabilité. On la définirait alors comme le rapport de la variance génotypique à la variance phénotypique, ces deux variances représentant des aléatoires définies à partir des produits potentiels déterminés précédemment.

2°) La théorie concernant l'héritabilité d'un caractère repose sur un certain nombre d'hypothèses. L'une de celles-ci, dans la mise en place du schéma expérimental, suppose que les mâles, les femelles et les descendants de chaque famille sont choisis au hasard. Comment faut-il procéder pour qu'il en soit ainsi ? En principe, dans une grande population de drosophiles, supposées numérotées de 1 à N , pour en choisir s au hasard, il faudrait prendre les s premiers nombres donnés par une table de nombres au hasard. Mais cette solution n'est pratiquement pas utilisable. Au laboratoire, l'échantillonnage se fait soit selon un principe trop précis, soit au contraire sans principe bien déterminé : parmi toutes les drosophiles d'un tube, on en choisit "arbitrairement" s : en fait, les s premières qui se présentent sous la pince permettent de les sortir du tube. Est-ce que cet échantillonnage répond à la notion de hasard ?

3°) La troisième difficulté que l'on peut rencontrer réside dans l'interprétation des résultats. Il se peut qu'en calculant l'héritabilité d'un caractère, on trouve pour l'une des variances D ou S , due à l'effet des femelles ou des mâles (ou même pour les deux !), des nombres négatifs. En effet, on peut avoir à résoudre le système de trois équations à trois inconnues dans le cas suivant :

$$(45) \quad \left\{ \begin{array}{l} Q = \alpha \\ Q + n D = \beta \\ Q + n D + d n S = \gamma \end{array} \right. \quad \begin{array}{l} \text{où } n, d, s \in \mathbb{N} \\ \text{avec } \left\{ \begin{array}{l} \beta < \alpha \\ \text{ou} \\ \gamma < \beta \end{array} \right. \end{array}$$

D'un point de vue mathématique, un tel résultat n'a pas de sens :

une variance est toujours positive ou nulle. Toutefois, les résultats obtenus ne correspondent qu'à des estimées de variances. Si les valeurs trouvées sont des nombres négatifs très petits, on peut s'assurer que la valeur nulle (qui, elle, a un sens) appartient à l'intervalle de confiance de la variance. S'il en est ainsi, on peut naturellement remplacer la valeur négative par zéro. Dans le cas contraire, on est conduit à penser que l'une au moins des hypothèses suivantes n'est pas valable :

ou bien l'un des deux modèles linéaires

$$\left\{ \begin{array}{l} P = G + E \\ x_{ijk} = \mu + s_i + d_{ij} + e_{ijk} \end{array} \right.$$

n'est pas acceptable,

ou bien l'absence d'interaction génotype-milieu n'est pas vérifiée.

Tout porte à croire que le second cas sera le plus fréquent car un modèle linéaire peut toujours réaliser une approximation suffisante dans un domaine restreint.

4°) Le quatrième problème que l'on peut se poser est le suivant. Aucune hypothèse n'est faite sur l'ordre de grandeur des trois nombres n , d , s . Par conséquent, on devrait pouvoir les fixer arbitrairement. Or, il ne faut pas oublier que cette notion d'héritabilité a un but pratique. En sélection artificielle, on veut une héritabilité la plus grande possible. On conçoit donc déjà intuitivement que l'on a intérêt à ne pas choisir ces nombres quelconques. Nous reviendrons ultérieurement sur cette question mais nous pouvons déjà signaler que les difficultés expérimentales nous ont limités dans l'ordre de grandeur à donner à ces trois nombres.

5°) La dernière remarque que nous ferons concerne l'importance accordée à l'héritabilité d'un caractère complexe. D'un point de vue biologique, il est plus normal de s'intéresser à l'héritabilité de caractères si-

multanés. Il y a à cela deux raisons principales :

d'abord des caractères distincts mesurés sur un même individu présentent généralement entre eux une corrélation génétique en raison de l'effet pleiotropique des gènes, et cette propriété est essentielle en matière de sélection. Supposons en effet que l'on pratique une sélection sur un caractère. On risque de provoquer simultanément un déplacement des autres caractères influencés par les mêmes gènes. Le résultat de la sélection sera donc obtenu au détriment de modifications sur d'autres caractères, ce qui n'était peut-être pas souhaité.

en outre, un caractère observable traduit en fait une liaison fonctionnelle entre toute une série de caractères élémentaires, si bien que l'on pratique toujours une sélection sur plusieurs caractères, et non sur un seul.

Après cette description sommaire des problèmes biologiques, nous allons considérer des questions d'ordre mathématique.

CHAPITRE II

CONCLUSIONS MATHÉMATIQUES

Cette notion d'héritabilité soulève de nombreux problèmes sur le plan théorique. Nous n'allons examiner que les plus importants .

1°) Nous avons vu précédemment que le cas où la résolution du système (45) conduit à des valeurs négatives pour les variances nous laisse supposer que l'une au moins des hypothèses formulées n'est pas valable.

L'hypothèse fondamentale que le phénotype est somme du génotype G et du milieu E ne peut pas être vérifiée dans la pratique. On pourrait tenter de raisonner sur une fonction quelconque de G et de E. Mais le problème devient alors impraticable en raison des difficultés rencontrées dans le calcul des variances ; si bien que même des théories plus élaborées supposent toujours l'existence d'une relation linéaire.

La seconde hypothèse repose sur l'absence d'interaction entre génotype et milieu. Or, cette interaction n'est certainement pas négligeable dans la plupart des cas.

Reprenons l'équation (3) :

$$(3) \quad \sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2 + 2 \text{ cov}(G,E)$$

On peut se demander quelle est la part héréditaire dans la covariance de G et de E. En fait, cette composante due à l'interaction génotype-milieu ne peut pas être attribuée plus particulièrement à l'hérédité qu'au milieu. C'est pourquoi LUSH (1949) décompose le phénotype p d'un individu en trois composantes :

l'hérédité au sens large h,

le milieu e,

les interactions non linéaires j de l'hérédité et du milieu.

Il émet l'hypothèse qu'il existe une relation de la forme :

$$p = h + e + j$$

Il sépare dans l'hérédité au sens large les effets d'additivité, de dominance et d'épistasie, c'est-à-dire qu'il donne à h la forme suivante :

$$h = g + d + i$$

$$\text{d'où } p = g + d + i + e + j$$

Il calcule alors la variance phénotypique :

$$\sigma_p^2 = \sigma_g^2 + \sigma_d^2 + \sigma_i^2 + \sigma_e^2 + \sigma_j^2$$

Toutes les covariances sont nulles sauf :

celle qui peut exister entre e et h et qui figure par définition dans σ_j^2 ,

et celle qui résulte des interactions non linéaires des gènes entre eux, traduite par σ_i^2 .

Il définit ensuite l'héritabilité :

$$\text{a) au sens étroit par : } \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_d^2 + \sigma_i^2 + \sigma_e^2 + \sigma_j^2}$$

$$\text{b) au sens large par : } \frac{\sigma_g^2 + \sigma_d^2 + \sigma_i^2}{\sigma_g^2 + \sigma_d^2 + \sigma_i^2 + \sigma_e^2 + \sigma_j^2}$$

et l'estime par les moyens classiques.

2°) Reprenons le problème évoqué dans la quatrième question. Dans la pratique, on a intérêt à avoir une hérédité la plus forte possible. Comme elle dépend des valeurs n, d et i, ceux-ci ne pourront pas être choisis arbitrairement.

D'ailleurs, en sélection, et même pour les expériences de labora-

toire, on limite nécessairement le nombre de familles et le nombre de descendants. C'est dans ce but que ROBERTSON (1957) et RENDEL (1959) ont cherché à maximiser la supériorité génétique d'animaux sélectionnés. Ils ont dressé des tables en fonction de diverses valeurs possibles d'héritabilité, du nombre total d'animaux observés, et du nombre de familles à utiliser.

Ce problème a également été étudié sous forme probabiliste par WEARDEN (1959) à partir du schéma suivant : plusieurs mâles sont accouplés successivement à différentes femelles. Les seules sources de variation envisagées sont celles entre mâles et intra-mâle. L'auteur a déterminé ensuite le nombre le plus favorable de descendants qu'il faut conserver pour chaque mâle. La méthode est basée sur la probabilité de trouver des différences inter-mâles, donc une variance S non nulle. L'auteur désigne par :

$1 - \beta$ la probabilité de ne pas détecter de différences génétiques entre mâles,

α le coefficient de risque associé.

Il obtient alors le nombre optimum n de descendants par mâle : ce nombre est donné par une formule faisant intervenir l'héritabilité et le nombre de degrés de liberté associé à chaque source de variation. La méthode présente un certain nombre d'inconvénients. Elle dépend de l'exigence de l'expérimentateur ; mais nous sommes familiarisés avec de tels procédés : en statistique, on s'expose toujours à un risque α de conclure de manière erronée. De plus la solution dépend du nombre total de mâles à utiliser ; celui-ci peut être fixé arbitrairement selon les commodités expérimentales. Enfin, elle est fonction de l'héritabilité calculée à partir d'une valeur quelconque de la variable n et, par suite, c'est une méthode par approximations successives risquant d'être un peu fastidieuse et mal commode. WEARDEN a dressé des tables faisant correspondre, pour des probabilités fixées, un nombre optimum de descendants pour une héritabilité et un nombre de mâles donnés. D'après ces tables, nous remarquons que, pour une héritabilité déterminée, plus le nombre de mâles utilisés est faible, plus le nombre de descendants nécessaires par groupe est grand. D'autre part, ce nombre diminue lorsque l'héritabilité augmente. Ces remarques sont intéressantes pour l'interprétation des résultats expérimentaux que nous avons obtenus. En ef-

fet, pour une héritabilité de l'ordre de 0,20 et pour un nombre total de mâles de 8, le nombre optimum de descendants par mâle correspondant aux probabilités $\alpha = 0,05$ et $\beta = 0,75$ est d'environ 45. Or, le montage et le planimétrage des ailes de drosophiles étant assez longs, nous n'avons pris que vingt-cinq descendants par mâle. Pour faire apparaître des différences génétiques entre mâles, il aurait donc fallu au moins doubler le travail expérimental !

3°) La dernière question que nous aborderons concerne l'importance du maximum de l'héritabilité de plusieurs caractères. Ce problème a d'ailleurs été étudié par LE ROY (1960) et ROBERTSON (1961).

LE ROY étudie la sélection artificielle suivant deux caractères quantitatifs X_1 et X_2 . Il désigne ce que nous avons appelé caractère complexe Z par l'index

$$I = b_1 X_1 + b_2 X_2$$

et cherche les valeurs à donner aux coefficients b_1 et b_2 pour que l'index I soit en corrélation maximum avec un critère externe, de valeur économique, qu'il appelle valeur d'élevage G_T , définie en valeurs normalisées par :

$$G_T = a_1 G_1 + a_2 G_2$$

G_1 et G_2 se rapportent à l'effet dû aux gènes ; a_1 et a_2 caractérisent l'importance économique des deux caractères. Il se propose donc de modifier les coefficients génétiques de manière à obtenir un rendement économique maximum, sans se préoccuper des tendances génétiques véritables de l'individu.

Au contraire, nous nous sommes intéressés à la recherche de la structure génétique qui a tendance à s'installer naturellement. En effet, à partir des valeurs phénotypiques, réellement observées, nous cherchons, en

imaginant un modèle linéaire, à formuler le type de structure qui, indépendamment de toute action externe, aura une hérédité maximum. Nous cherchons donc la valeur à donner aux coefficients a_p pour que la pondération des caractères $x^{(p)}$ par ces coefficients corresponde à un nouveau caractère. Celui-ci se rapprochera davantage de la réalité puisque, de par sa supériorité génétique, il correspondra à une structure ayant tendance à supplanter toute autre structure préexistante.

Ces deux points de vue ne sont pas opposés : en effet, le sélectionneur a intérêt à rechercher les tendances génétiques naturelles, qui sont les plus stables, liées au rendement économique optimum.

Nous constatons, après ces discussions sommaires, le grand nombre de difficultés que soulève la notion d'hérédité, tant sur le plan pratique que sur le plan théorique. En fait, cette notion repose sur un certain nombre d'hypothèses qui sont très exigeantes, probablement trop dans la pratique. Il serait naturellement souhaitable qu'une définition plus générale puisse être donnée.

Quoi qu'il en soit, il reste certain que l'une des principales difficultés réside dans la mauvaise connaissance que nous avons des interactions existant réellement entre facteurs génétiques et environnement. A cet effet, il serait avant toute chose utile que l'on fasse des expériences, afin d'obtenir un matériel plus important autorisant la construction et la vérification de modèles mathématiques rendant compte, de meilleure façon, de la réalité.

BIBLIOGRAPHIE

- DAVID (J.) - 1955 - Déterminisme des caractères quantitatifs du développement chez Drosophila melanogaster. I - Influence du milieu et de la constitution génétique.
Bull. Biol. Fr. et Belg., 89, 347-366.
- DAVID (J.) - 1964 - Influence d'un inhibiteur de l'acide folique sur la morphogenèse de l'aile des hétérozygotes vestigial chez Drosophila melanogaster.
Ann. Génét., 7, 2, 67-70.
- FALCONER (D.S.) - 1960 - Introduction to quantitative genetics.
New-York, The Ronald Press Company, 165-185.
- FERRIS (G.F.) - 1950 - Biology of Drosophila.
Edited by Demerec, New-York, Wyley & Sons.
- GANTMACHER (F.R.) - 1959 - The Theory of Matrices, vol. 1.
New-York, Chelsea Publishing Company.
- HENDERSON (C.R.) - 1953 - Estimation of variance and covariance components.
Biometrics, 9, 2, 226-252.
- KEMPTHORNE (O.) TANDON (C.E.) - 1953 - The estimation of heritability by regression of offspring on parent.
Biometrics, 9, 1, 90-100.

KEMPTHORNE (O.) - 1957 - An introduction to genetic statistics.

New-York, John Wiley & Sons, Inc.

LEGAY (J.-M.) - 1962 - Problèmes posés par l'estimation de l'héritabilité de quelques caractères quantitatifs chez Bombyx mori L.

Ann. Génét., 4, 2, 67-72.

LERNER (J.M.) - 1950 - Population genetics and animal improvement.

Cambridge University Press.

LE ROY (H.L.) - 1960 - La sélection artificielle suivant des caractères quantitatifs.

Biométrie-Praximétrie, 1, n° 3-4, 33-49.

LUSH (J.L.) - 1945 - Animal breeding plans.

Iowa State University Press, Ames, Iowa.

LUSH (J.L.) - 1949 - Heritability of quantitative characters in farm animals. Copenhagen, Niels Bjerrum, Selected papers, 356-375.

LUSH (J.L.) - 1961 - The meaning and estimation of heritability.

Scientific problems of recording systems and breeding plans of domestic animals.

Lectures of II International Summer School, 1961, 147-170.

MALECOT (G.) - 1948 - Les mathématiques de l'hérédité.

Paris, Masson éd.

OSBORNE (R.) PATTERSON (W.S.B.) - 1952 - On the sampling variance of heritability estimates derived from variance analyses.

Proceed. of the Royal Society of Edinburgh, Section B (Biology), Vol. LXIV, Part. IV, 456-461.

RENDEL (J.M.) - 1959 - Optimum group size in half-sib family selection.

Biometrics, 15, n° 3, 376-381.

ROBERTSON (F.W.) - 1959 - Studies in quantitative inheritance. XII. Cell size and number in relation to genetic and environmental va-

riation of body size in Drosophila.

Genetics, 44, n° 5, part. 2, 869-896.

WEARDEN (S.) - 1959 - The use of the power function to determine an adequate number of progeny per sire in a genetic experiment involving half-sibs.

Biometrics, 15, n° 3, 417-423.

D O N N E E S N U M E R I Q U E S

T A B L E A U X I à X I I I

TABLEAU I

CHARACTÈRES ÉTUDIÉS AINSI QU'À LA TÊTE GAUCHE CHEZ DES DROSOPHILES MALES

					$\bar{X}_i$	X_i		
1	{	81,3	85,7	84,0	81,4	86,1	427,0	2 177,6
		82,8	85,7	89,0	85,5	88,5	433,6	
		83,3	87,3	90,1	87,7	87,6	433,7	
		84,9	86,4	92,6	89,6	88,2	450,6	
		85,7	86,4	86,2	85,3	82,2	431,1	
2	{	89,0	86,1	89,0	86,6	85,6	435,6	2 238,5
		89,0	82,4	97,3	89,6	87,1	438,6	
		85,0	95,7	95,1	89,6	80,8	448,7	
		87,6	90,2	93,2	89,6	91,6	450,0	
		86,8	89,1	89,1	84,3	90,6	435,0	
3	{	89,3	80,0	90,0	90,1	89,2	442,6	2 143,9
		86,3	80,0	72,8	92,0	82,1	413,2	
		81,4	81,4	85,7	84,2	83,6	426,3	
		82,8	81,4	81,4	85,1	88,3	437,3	
		81,1	81,4	81,4	83,6	85,4	422,5	
4	{	81,3	81,3	81,3	82,3	80,0	433,6	2 158,4
		85,0	84,7	80,0	87,2	87,8	425,1	
		81,3	81,3	81,3	81,3	84,5	426,5	
		80,0	84,7	81,3	85,4	89,2	431,3	
		81,3	81,3	81,3	84,3	91,6	441,9	
5	{	80,1	84,6	84,6	85,1	83,4	443,7	2 151,0
		80,8	84,6	85,1	87,7	83,0	417,9	
		80,1	84,6	84,6	80,8	81,4	441,4	
		80,1	84,6	85,1	86,2	74,5	425,0	
		80,1	84,6	84,6	81,1	85,1	423,0	
6	{	81,3	81,3	81,3	81,3	85,1	420,3	2 143,7
		81,3	81,3	81,3	81,3	84,6	419,7	
		81,3	81,3	81,3	81,3	80,7	420,0	
		81,3	81,3	81,3	81,3	82,5	428,5	
		81,3	81,3	81,3	81,3	81,3	428,0	
11	{	81,3	81,3	81,3	81,3	81,3	411,0	2 144,3
		81,3	81,3	81,3	81,3	82,8	429,0	
		81,3	81,3	81,3	81,3	81,3	428,0	
		81,3	81,3	81,3	81,3	81,3	428,0	
		81,3	81,3	81,3	81,3	81,3	428,0	
12	{	81,3	81,3	81,3	81,3	81,3	428,0	2 142,2
		81,3	81,3	81,3	81,3	81,3	428,0	
		81,3	81,3	81,3	81,3	81,3	428,0	
		81,3	81,3	81,3	81,3	81,3	428,0	
		81,3	81,3	81,3	81,3	81,3	428,0	

Tableau I (suite)

$$n = 5$$

$$d = 5$$

$$s = 8$$

$$X = 17\,269,6$$

$$X^2 = 298\,239\,084,16$$

$$\sum_{ijk} x_{ijk}^2 = 1\,494\,088,10 \quad \sum_{ij} x_{ij}^2 = 7\,460\,274,04 \quad \sum_i X_i^2 = 37\,283\,705,80$$

Tableau d'analyse de variance

Somme des carrés	Degré de liberté	Variances
2033,2920	160	$Q = 12,7080$
706,5760	32	$Q + 5 D = 22,0805$
152,8112	7	$Q + 5 D + 25 S = 21,8301$

En résolvant le système de 3 équations à 3 inconnues, il vient :

$$\left\{ \begin{array}{l} Q = 12,7080 \\ D = 1,8745 \\ S = 0 \end{array} \right. \quad \text{d'où} \quad h^2 = 0,26$$

Précision du résultat

Après calculs à partir des formules (27), (28) et (29), on trouve :

$$\left\{ \begin{array}{l} \sigma_Q^2 = 2,0193 \\ \sigma_D^2 = 1,2996 \\ \sigma_S^2 = 0,2667 \end{array} \right. \quad \left\{ \begin{array}{l} \text{cov}(Q,D) = -0,4039 \\ \text{cov}(D,S) = -0,2438 \end{array} \right.$$

$$\text{d'où :} \quad \sigma_{h^2}^2 = 0,0176 \quad \text{et} \quad \sigma_{h^2} \approx 0,13$$

Nous avons donc :

$$h^2 = 0,26 \quad (\sigma_{h^2} \approx 0,13)$$

T A B L E A U I I

CARACTERE ETUDIE : AIRE N° 2 DE L'AILE GAUCHE CHEZ DES DROSOPHILES MALES

σ		x_{ijk}	X_{ij}	X_i			
3	$\left\{ \begin{array}{l} 64,5 \\ 63,5 \\ 67,8 \\ 67,4 \\ 62,4 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 63,8 \\ 65,7 \\ 66,8 \\ 68,7 \\ 67,3 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 65,4 \\ 67,3 \\ 63,2 \\ 66,1 \\ 65,4 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 62,8 \\ 66,6 \\ 69,2 \\ 61,0 \\ 65,8 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 67,6 \\ 62,4 \\ 67,5 \\ 63,2 \\ 64,3 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 324,1 \\ 325,5 \\ 334,5 \\ 326,4 \\ 325,2 \end{array} \right.$	1 635,7
4	$\left\{ \begin{array}{l} 62,7 \\ 60,1 \\ 65,8 \\ 63,2 \\ 67,8 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 63,8 \\ 66,3 \\ 67,8 \\ 69,5 \\ 70,5 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 65,5 \\ 61,6 \\ 69,2 \\ 68,2 \\ 62,7 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 71,3 \\ 65,5 \\ 72,2 \\ 61,4 \\ 68,2 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 63,7 \\ 65,0 \\ 57,3 \\ 71,3 \\ 68,4 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 327,0 \\ 318,5 \\ 332,3 \\ 333,6 \\ 337,6 \end{array} \right.$	1 649,0
6	$\left\{ \begin{array}{l} 63,1 \\ 66,2 \\ 60,7 \\ 62,6 \\ 63,7 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 66,1 \\ 60,5 \\ 69,8 \\ 62,5 \\ 70,4 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 62,6 \\ 56,6 \\ 63,0 \\ 65,7 \\ 63,5 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 60,0 \\ 70,5 \\ 70,6 \\ 72,3 \\ 63,8 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 65,2 \\ 61,2 \\ 65,1 \\ 61,6 \\ 68,4 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 317,0 \\ 315,0 \\ 329,2 \\ 324,7 \\ 329,8 \end{array} \right.$	1 615,7
7	$\left\{ \begin{array}{l} 60,5 \\ 67,5 \\ 64,7 \\ 67,1 \\ 68,6 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 63,4 \\ 63,7 \\ 65,0 \\ 61,6 \\ 65,4 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 64,7 \\ 61,1 \\ 64,9 \\ 67,1 \\ 67,6 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 65,2 \\ 64,2 \\ 63,0 \\ 68,1 \\ 62,6 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 66,4 \\ 66,6 \\ 60,5 \\ 69,6 \\ 65,7 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 320,2 \\ 323,1 \\ 318,5 \\ 333,5 \\ 329,9 \end{array} \right.$	1 624,8
8	$\left\{ \begin{array}{l} 65,2 \\ 67,6 \\ 68,5 \\ 64,8 \\ 67,4 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 65,0 \\ 63,9 \\ 69,0 \\ 67,6 \\ 68,5 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 64,0 \\ 64,0 \\ 67,8 \\ 65,6 \\ 65,1 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 67,1 \\ 55,7 \\ 65,3 \\ 66,7 \\ 75,6 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 64,5 \\ 63,9 \\ 60,3 \\ 56,6 \\ 67,0 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 325,8 \\ 315,3 \\ 330,9 \\ 321,3 \\ 343,8 \end{array} \right.$	1 637,1
9	$\left\{ \begin{array}{l} 65,3 \\ 61,2 \\ 60,5 \\ 68,6 \\ 69,4 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 64,4 \\ 56,3 \\ 59,9 \\ 65,5 \\ 71,3 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 60,3 \\ 63,3 \\ 63,1 \\ 64,9 \\ 69,5 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 69,2 \\ 62,7 \\ 65,4 \\ 66,2 \\ 73,7 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 67,2 \\ 60,1 \\ 59,4 \\ 64,8 \\ 64,7 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 326,4 \\ 303,6 \\ 308,3 \\ 330,0 \\ 348,6 \end{array} \right.$	1 616,9
11	$\left\{ \begin{array}{l} 66,7 \\ 64,7 \\ 64,6 \\ 67,2 \\ 69,8 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 62,1 \\ 67,3 \\ 66,0 \\ 64,1 \\ 65,8 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 65,9 \\ 63,7 \\ 68,1 \\ 67,5 \\ 64,1 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 66,1 \\ 62,8 \\ 76,2 \\ 68,5 \\ 58,4 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 66,2 \\ 61,1 \\ 59,6 \\ 73,5 \\ 60,7 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 327,0 \\ 319,6 \\ 334,5 \\ 340,8 \\ 318,8 \end{array} \right.$	1 640,7
12	$\left\{ \begin{array}{l} 66,2 \\ 67,2 \\ 66,0 \\ 64,0 \\ 64,6 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 62,3 \\ 63,4 \\ 64,2 \\ 67,9 \\ 63,7 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 67,3 \\ 61,5 \\ 60,6 \\ 63,2 \\ 58,6 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 62,8 \\ 62,5 \\ 61,5 \\ 65,4 \\ 64,2 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 67,1 \\ 64,8 \\ 67,4 \\ 69,0 \\ 59,5 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 325,7 \\ 319,4 \\ 319,7 \\ 329,6 \\ 310,6 \end{array} \right.$	1 605,0

Tableau II (suite)

$$n = 5$$

$$d = 5$$

$$s = 8$$

$$X = 13\ 024,9$$

$$X^2 = 169\ 648\ 020,01$$

$$\sum_{ijk} x_{ijk}^2 = 850\ 635,67$$

$$\sum_{ij} x_{ij}^2 = 4\ 244\ 503,25$$

$$\sum_i x_i^2 = 21\ 207\ 560,53$$

Tableau d'analyse de variance

Somme des carrés	Degré de liberté	Variances
1735,0200	160	Q = 10,8439
598,2288	32	Q + 5 D = 18,6946
62,3212	7	Q + 5 D + 25 S = 8,9030

d'où l'on tire :

$$\left\{ \begin{array}{l} Q = 10,8439 \\ D = 1,5701 \\ S = 0 \end{array} \right. \quad \text{et} \quad h^2 = 0,25$$

Précision du résultat

$$\left\{ \begin{array}{l} \sigma_Q^2 = 1,4688 \\ \sigma_D^2 = 0,9321 \\ \sigma_S^2 = 0,0711 \end{array} \right. \quad \left\{ \begin{array}{l} \text{cov}(Q,D) = - 0,2938 \\ \text{cov}(D,S) = - 0,1747 \end{array} \right.$$

d'où :

$$\sigma_{h^2}^2 = 0,0152 \quad \text{et} \quad \sigma_{h^2} \approx 0,12$$

Nous avons donc :

$$h^2 = 0,25 \quad (\sigma_{h^2} \approx 0,12)$$

T A B L E A U I I I

CARACTERE ETUDIE : AIRE N° 3 DE L'AILE GAUCHE CHEZ DES DROSOPHILES MALES

σ^7	x_{ijk}					$\bar{X}_j$	X_i
3	23,8	22,0	28,6	30,2	26,7	131,3	651,3
	24,2	25,2	25,9	25,0	24,6	124,9	
	23,0	25,5	27,2	25,6	26,0	128,3	
	27,4	26,7	25,7	27,8	24,4	132,0	
	26,0	28,7	26,4	28,3	25,4	134,8	
4	26,8	25,6	25,2	27,8	26,5	131,9	665,8
	23,3	24,6	24,4	32,0	26,7	131,0	
	23,9	30,4	29,5	27,3	28,3	139,4	
	27,3	26,1	28,2	26,7	27,8	136,1	
	24,3	25,1	24,1	26,2	27,7	127,4	
6	26,3	27,1	23,7	25,4	27,7	130,2	638,4
	24,6	24,5	20,7	25,8	26,4	122,0	
	24,4	26,8	27,6	25,2	24,6	128,6	
	28,2	26,4	26,3	25,8	27,4	134,1	
	25,6	23,3	25,4	23,7	25,5	123,5	
7	25,9	24,1	24,2	28,4	24,4	127,0	630,6
	23,3	26,2	24,2	25,1	28,2	127,0	
	23,3	26,7	26,1	25,5	23,7	125,3	
	25,1	25,9	24,5	24,3	26,2	126,0	
	25,3	23,2	25,0	25,3	26,5	125,3	
8	27,7	26,9	25,7	22,7	27,1	130,1	647,8
	22,5	22,7	23,6	25,5	23,2	117,5	
	24,6	26,7	27,6	27,4	31,2	137,5	
	28,7	25,2	28,2	25,8	23,6	131,5	
	25,1	26,3	26,1	26,1	27,6	131,2	
9	23,7	24,2	23,6	24,1	25,1	123,7	642,3
	24,2	23,6	24,0	25,9	26,4	124,0	
	27,1	25,6	24,4	25,8	24,3	125,2	
	24,5	24,1	24,0	23,8	30,0	130,4	
	27,3	26,1	24,5	24,8	26,0	139,0	
11	28,1	26,2	26,6	27,4	23,1	128,1	638,7
	28,7	26,6	26,1	24,1	27,0	132,5	
	27,5	26,3	24,7	26,5	25,7	129,5	
	24,9	26,4	22,4	27,4	24,7	125,4	
	20,7	26,3	27,1	26,6	27,5	123,2	
12	24,7	26,1	26,2	24,0	27,4	127,3	643,6
	24,7	26,3	23,6	27,1	26,7	127,9	
	25,5	26,6	26,3	26,3	26,3	129,8	
	26,5	26,5	26,2	26,2	26,2	131,5	
	26,7	26,2	26,1	26,1	27,1	127,1	

Tableau III (suite)

$$n = 5$$

$$d = 5$$

$$s = 8$$

$$X = 5\ 158,5$$

$$X^2 = 26\ 610\ 122,25$$

$$\sum_{ijk} x_{ijk}^2 = 133\ 729,63$$

$$\sum_{ij} x_{ij}^2 = 666\ 103,81$$

$$\sum_i x_i^2 = 3\ 327\ 045,03$$

Tableau d'analyse de variance

Somme des carrés	Degré de liberté	Variances
508,8680	160	Q = 3,1804
138,9608	32	Q + 5 D = 4,3425
31,1900	7	Q + 5 D + 25 S = 4,4557

d'où l'on tire :

$$\left\{ \begin{array}{l} Q = 3,1804 \\ D = 0,2324 \\ S = 0,0045 \end{array} \right. \quad \text{d'où} \quad h^2 = 0,14$$

Précision du résultat

$$\left\{ \begin{array}{l} \sigma_Q^2 = 0,1264 \\ \sigma_D^2 = 0,0522 \\ \sigma_S^2 = 0,0110 \end{array} \right. \quad \left\{ \begin{array}{l} \text{cov}(Q,D) = -0,0253 \\ \text{cov}(D,S) = -0,0094 \end{array} \right.$$

d'où :

$$\sigma_{h^2} = 0,07$$

Nous avons donc :

$$h^2 = 0,14$$

$$(\sigma_{h^2} \approx 0,07)$$

T A B L E A U I V

CARACTERE ETUDIE : AIRE N° 4 DE L'AILE GAUCHE CHEZ DES DROSOPHILES MALES

σ^7	x_{ijk}	X_{ij}	X_i
3	$\begin{cases} 70,7 & 66,1 & 72,0 & 71,0 & 72,1 \\ 69,4 & 73,3 & 74,9 & 66,4 & 69,1 \\ 70,3 & 71,1 & 70,4 & 71,1 & 72,8 \\ 67,5 & 67,7 & 72,4 & 69,6 & 73,2 \\ 67,1 & 71,5 & 74,4 & 71,3 & 72,6 \end{cases}$	$\begin{cases} 351,9 \\ 353,1 \\ 355,7 \\ 350,4 \\ 356,9 \end{cases}$	1 768,0
4	$\begin{cases} 68,9 & 66,7 & 72,6 & 73,4 & 68,8 \\ 72,7 & 68,6 & 67,4 & 71,1 & 68,7 \\ 71,7 & 74,1 & 73,7 & 71,8 & 65,2 \\ 71,0 & 73,7 & 70,6 & 66,7 & 73,0 \\ 69,2 & 74,3 & 70,5 & 71,3 & 74,3 \end{cases}$	$\begin{cases} 350,4 \\ 348,5 \\ 356,5 \\ 355,0 \\ 359,6 \end{cases}$	1 770,0
6	$\begin{cases} 70,8 & 72,0 & 66,2 & 70,6 & 71,2 \\ 68,2 & 67,3 & 66,5 & 70,8 & 70,1 \\ 70,5 & 73,7 & 68,4 & 72,7 & 69,8 \\ 67,2 & 67,8 & 69,4 & 69,8 & 72,7 \\ 69,0 & 74,0 & 67,8 & 64,4 & 68,5 \end{cases}$	$\begin{cases} 350,8 \\ 342,9 \\ 355,1 \\ 346,9 \\ 343,7 \end{cases}$	1 739,4
7	$\begin{cases} 66,4 & 69,6 & 70,7 & 69,3 & 69,7 \\ 70,4 & 69,7 & 67,4 & 70,8 & 68,8 \\ 68,8 & 72,7 & 71,5 & 69,2 & 64,7 \\ 69,9 & 67,6 & 71,8 & 73,6 & 70,3 \\ 73,7 & 70,1 & 71,4 & 70,1 & 69,3 \end{cases}$	$\begin{cases} 345,7 \\ 347,1 \\ 346,9 \\ 353,2 \\ 354,6 \end{cases}$	1 747,5
8	$\begin{cases} 74,2 & 71,9 & 71,6 & 71,2 & 70,7 \\ 69,4 & 68,5 & 71,0 & 64,2 & 68,7 \\ 70,5 & 71,6 & 76,5 & 67,7 & 73,4 \\ 69,5 & 76,2 & 66,8 & 74,8 & 57,5 \\ 71,6 & 71,0 & 70,4 & 63,4 & 72,8 \end{cases}$	$\begin{cases} 359,6 \\ 341,8 \\ 359,7 \\ 344,8 \\ 349,2 \end{cases}$	1 755,1
9	$\begin{cases} 67,8 & 71,8 & 62,3 & 71,1 & 69,9 \\ 67,8 & 58,6 & 71,6 & 70,3 & 61,0 \\ 67,6 & 63,7 & 67,8 & 68,1 & 63,3 \\ 70,5 & 71,7 & 76,5 & 71,6 & 67,8 \\ 68,4 & 74,6 & 74,1 & 73,7 & 67,0 \end{cases}$	$\begin{cases} 342,9 \\ 329,3 \\ 330,5 \\ 358,1 \\ 357,8 \end{cases}$	1 718,6
11	$\begin{cases} 72,1 & 66,6 & 69,2 & 69,6 & 69,7 \\ 67,5 & 72,0 & 68,4 & 63,1 & 68,1 \\ 73,0 & 73,6 & 70,7 & 80,4 & 67,0 \\ 74,3 & 68,4 & 67,3 & 70,2 & 72,3 \\ 68,7 & 73,7 & 68,5 & 72,4 & 70,9 \end{cases}$	$\begin{cases} 347,2 \\ 339,1 \\ 364,7 \\ 352,5 \\ 354,2 \end{cases}$	1 757,7
12	$\begin{cases} 70,0 & 72,1 & 69,2 & 61,6 & 69,2 \\ 69,8 & 73,6 & 66,8 & 65,4 & 69,6 \\ 68,3 & 69,5 & 68,3 & 68,3 & 73,4 \\ 72,3 & 74,1 & 77,8 & 73,6 & 73,7 \\ 67,4 & 69,7 & 68,3 & 69,7 & 69,9 \end{cases}$	$\begin{cases} 342,1 \\ 345,2 \\ 347,8 \\ 371,5 \\ 345,0 \end{cases}$	1 751,6

Tableau IV (suite)

$$n = 5$$

$$d = 5$$

$$s = 8$$

$$X = 14\ 007,9$$

$$X^2 = 196\ 221\ 262,41$$

$$\sum_{ijk} x_{ijk}^2 = 983\ 137,79$$

$$\sum_{ij} x_{ij}^2 = 4\ 908\ 190,51$$

$$\sum_i x_i^2 = 24\ 529\ 566,43$$

Tableau d'analyse de variance

Somme des carrés	Degré de liberté	Variances
1 499,6880	160	$Q = 9,3730$
455,4448	32	$Q + 5 D = 14,2326$
76,3452	7	$Q + 5 D + 25 S = 10,9065$

d'où l'on tire :

$$\left\{ \begin{array}{l} Q = 9,3730 \\ D = 0,9719 \\ S = 0 \end{array} \right. \quad \text{d'où} \quad h^2 = 0,19$$

Précision du résultat

$$\left\{ \begin{array}{l} \sigma_Q^2 = 1,0975 \\ \sigma_D^2 = 0,5501 \\ \sigma_S^2 = 0,0746 \end{array} \right. \quad \left\{ \begin{array}{l} \text{cov}(Q,D) = -0,2195 \\ \text{cov}(D,S) = -0,1012 \end{array} \right.$$

d'où :

$$h^2 = 0,12$$

Nous avons donc :

$$h^2 = 0,19 \quad (\sigma_{h^2} = 0,12)$$

T A B L E A U V

CARACTERE ETUDIE : AIRE N° 5 DE L'AILE GAUCHE CHEZ DES DROSOPHILES MALES

♂		x_{ijk}					X_{ij}	X_i
3	{	66,2	56,5	66,2	69,1	61,8	319,8	1 677,7
		64,8	66,2	67,6	63,8	64,2	326,6	
		67,2	70,0	73,4	66,2	72,0	348,8	
		71,7	72,5	67,8	69,8	67,5	349,3	
		64,0	67,1	66,1	68,0	68,0	333,2	
4	{	64,5	64,7	72,9	70,4	67,5	340,0	1 686,1
		64,6	67,6	65,4	68,2	66,5	332,3	
		67,4	73,9	69,7	65,9	66,9	343,8	
		67,4	60,7	67,5	70,5	68,8	334,9	
		65,4	72,8	62,0	62,5	72,4	335,1	
6	{	72,2	66,2	64,4	64,8	64,8	332,4	1 666,6
		66,2	59,6	62,6	67,5	63,7	319,6	
		64,9	69,9	67,3	69,4	69,5	341,0	
		63,1	70,0	63,6	67,7	74,1	338,5	
		67,3	67,8	62,7	65,5	71,8	335,1	
7	{	62,7	62,3	67,1	73,7	62,2	328,0	1 657,3
		65,8	65,5	66,7	68,4	65,0	331,4	
		68,1	68,1	65,7	67,4	61,1	330,4	
		63,4	58,3	67,0	66,2	71,6	326,5	
		69,8	69,7	68,1	62,8	70,6	341,0	
8	{	69,6	68,6	70,4	65,6	69,2	343,4	1 668,6
		67,4	66,6	66,0	64,6	60,7	325,3	
		65,9	70,2	71,8	54,6	71,4	333,9	
		64,0	70,3	67,5	69,8	59,0	330,6	
		68,6	68,8	64,2	65,8	68,0	335,4	
9	{	67,4	73,5	63,8	69,2	70,0	343,9	1 704,9
		64,9	60,1	69,9	70,6	58,9	324,4	
		68,7	64,2	67,8	68,2	63,1	332,0	
		67,9	70,4	70,7	70,1	71,0	350,1	
		69,8	76,7	67,1	73,9	67,0	354,5	
11	{	64,9	63,9	65,8	65,5	70,4	330,5	1 655,8
		62,5	67,9	68,4	62,2	69,1	330,1	
		65,7	68,0	65,2	67,9	60,2	327,0	
		66,2	64,5	64,1	65,7	73,7	334,2	
		67,8	66,6	65,1	68,8	65,7	334,0	
12	{	65,1	69,5	66,2	59,2	66,2	326,2	1 659,9
		70,8	65,8	65,8	69,4	67,2	339,0	
		62,4	68,9	65,1	64,5	65,6	326,5	
		69,6	67,0	67,2	63,7	73,1	340,6	
		64,5	68,7	67,3	62,6	64,5	327,6	

Tableau V (suite)

$$n = 5$$

$$d = 5$$

$$s = 8$$

$$X = 13\,376,9$$

$$X^2 = 178\,941\,453,61$$

$$\sum_{ijk} x_{ijk}^2 = 897\,162,1100$$

$$\sum_{ij} x_{ij}^2 = 4\,476\,171,99$$

$$\sum_i x_i^2 = 22\,369\,660,97$$

Tableau d'analyse de variance

Somme des carrés	Degré de liberté	Variances
1 927,7120	160	$Q = 12,0482$
447,9592	32	$Q + 5 D = 13,9987$
79,1708	7	$Q + 5 D + 25 S = 11,3101$

d'où l'on tire :

$$\begin{cases} Q = 12,0482 \\ D = 0,3901 \\ S = 0 \end{cases} \quad \text{d'où} \quad h^2 = 0,06$$

Précision du résultat

$$\begin{cases} \sigma_Q^2 = 1,8150 \\ \sigma_D^2 = 0,5016 \\ \sigma_S^2 = 0,0757 \end{cases} \quad \begin{cases} \text{cov}(Q,D) = -0,3630 \\ \text{cov}(D,S) = -0,0858 \end{cases}$$

d'où :

$$\sigma_{h^2} \approx 0,10$$

Nous avons donc :

$$h^2 = 0,06 \quad (\sigma_{h^2} \approx 0,10)$$

TABLEAU VI

CARACTERE ETUDIE : AIRE N° 6 DE L'AILE GAUCHE CHEZ DES DROSOPHILES MALES

σ^7	x_{ijk}					X_{ij}	X_i
3	$\begin{cases} 33,6 \\ 28,9 \\ 39,3 \\ 36,4 \\ 36,6 \end{cases}$	$\begin{cases} 29,3 \\ 33,1 \\ 37,9 \\ 36,1 \\ 37,5 \end{cases}$	$\begin{cases} 36,8 \\ 35,6 \\ 39,8 \\ 34,4 \\ 37,2 \end{cases}$	$\begin{cases} 37,4 \\ 37,7 \\ 35,3 \\ 39,6 \\ 37,4 \end{cases}$	$\begin{cases} 40,8 \\ 32,3 \\ 34,5 \\ 40,7 \\ 39,3 \end{cases}$	$\begin{cases} 177,9 \\ 167,6 \\ 186,8 \\ 187,2 \\ 188,0 \end{cases}$	907,5
4	$\begin{cases} 33,3 \\ 35,0 \\ 40,8 \\ 42,6 \\ 33,5 \end{cases}$	$\begin{cases} 33,9 \\ 36,6 \\ 37,3 \\ 37,9 \\ 39,0 \end{cases}$	$\begin{cases} 34,0 \\ 35,2 \\ 38,3 \\ 37,1 \\ 39,0 \end{cases}$	$\begin{cases} 33,4 \\ 33,7 \\ 31,6 \\ 38,1 \\ 38,3 \end{cases}$	$\begin{cases} 33,6 \\ 37,0 \\ 37,0 \\ 37,8 \\ 37,2 \end{cases}$	$\begin{cases} 168,2 \\ 177,5 \\ 185,3 \\ 193,5 \\ 187,0 \end{cases}$	911,5
6	$\begin{cases} 35,0 \\ 37,3 \\ 36,3 \\ 37,6 \\ 35,6 \end{cases}$	$\begin{cases} 35,3 \\ 36,7 \\ 38,9 \\ 33,5 \\ 37,8 \end{cases}$	$\begin{cases} 32,8 \\ 34,5 \\ 35,6 \\ 35,6 \\ 36,3 \end{cases}$	$\begin{cases} 30,3 \\ 35,2 \\ 37,1 \\ 36,3 \\ 30,6 \end{cases}$	$\begin{cases} 35,7 \\ 35,8 \\ 37,2 \\ 35,0 \\ 34,6 \end{cases}$	$\begin{cases} 169,1 \\ 179,5 \\ 185,1 \\ 178,0 \\ 174,9 \end{cases}$	886,6
7	$\begin{cases} 35,0 \\ 38,0 \\ 35,4 \\ 35,0 \\ 35,4 \end{cases}$	$\begin{cases} 33,2 \\ 36,6 \\ 35,6 \\ 31,4 \\ 35,5 \end{cases}$	$\begin{cases} 37,4 \\ 36,2 \\ 34,5 \\ 37,1 \\ 36,5 \end{cases}$	$\begin{cases} 31,6 \\ 32,3 \\ 37,2 \\ 35,1 \\ 35,2 \end{cases}$	$\begin{cases} 30,7 \\ 32,9 \\ 34,2 \\ 32,3 \\ 35,6 \end{cases}$	$\begin{cases} 167,9 \\ 176,0 \\ 176,9 \\ 170,9 \\ 178,2 \end{cases}$	869,9
8	$\begin{cases} 36,4 \\ 32,5 \\ 37,6 \\ 36,3 \\ 35,0 \end{cases}$	$\begin{cases} 36,1 \\ 35,0 \\ 36,4 \\ 35,8 \\ 34,2 \end{cases}$	$\begin{cases} 37,2 \\ 32,4 \\ 38,7 \\ 34,3 \\ 34,5 \end{cases}$	$\begin{cases} 37,1 \\ 34,2 \\ 35,6 \\ 37,4 \\ 31,8 \end{cases}$	$\begin{cases} 37,7 \\ 34,7 \\ 38,3 \\ 31,1 \\ 38,6 \end{cases}$	$\begin{cases} 184,5 \\ 168,8 \\ 186,6 \\ 174,9 \\ 174,1 \end{cases}$	888,9
9	$\begin{cases} 32,9 \\ 34,1 \\ 35,4 \\ 37,4 \\ 37,8 \end{cases}$	$\begin{cases} 34,8 \\ 33,4 \\ 36,0 \\ 34,7 \\ 33,0 \end{cases}$	$\begin{cases} 37,4 \\ 33,2 \\ 35,8 \\ 35,4 \\ 34,3 \end{cases}$	$\begin{cases} 33,3 \\ 37,1 \\ 34,7 \\ 31,0 \\ 36,5 \end{cases}$	$\begin{cases} 35,4 \\ 32,9 \\ 31,1 \\ 36,0 \\ 31,2 \end{cases}$	$\begin{cases} 173,8 \\ 170,7 \\ 173,0 \\ 174,5 \\ 172,8 \end{cases}$	864,8
11	$\begin{cases} 31,6 \\ 37,1 \\ 37,8 \\ 36,4 \\ 34,2 \end{cases}$	$\begin{cases} 33,3 \\ 33,6 \\ 40,2 \\ 37,4 \\ 32,4 \end{cases}$	$\begin{cases} 35,3 \\ 35,4 \\ 32,7 \\ 38,2 \\ 34,7 \end{cases}$	$\begin{cases} 36,8 \\ 34,3 \\ 31,3 \\ 35,1 \\ 33,7 \end{cases}$	$\begin{cases} 29,2 \\ 37,8 \\ 36,3 \\ 30,6 \\ 36,6 \end{cases}$	$\begin{cases} 166,2 \\ 178,2 \\ 178,3 \\ 177,7 \\ 171,6 \end{cases}$	872,0
12	$\begin{cases} 31,8 \\ 37,5 \\ 35,7 \\ 33,1 \\ 32,6 \end{cases}$	$\begin{cases} 37,0 \\ 34,3 \\ 35,3 \\ 38,6 \\ 37,8 \end{cases}$	$\begin{cases} 39,0 \\ 33,3 \\ 31,0 \\ 39,2 \\ 37,3 \end{cases}$	$\begin{cases} 28,2 \\ 34,8 \\ 33,7 \\ 35,7 \\ 34,2 \end{cases}$	$\begin{cases} 33,7 \\ 39,7 \\ 34,8 \\ 36,1 \\ 34,0 \end{cases}$	$\begin{cases} 169,7 \\ 179,6 \\ 170,5 \\ 182,7 \\ 175,9 \end{cases}$	878,4

Tableau VI (suite)

$$n = 5$$

$$d = 5$$

$$s = 8$$

$$X = 7\,079,6$$

$$X^2 = 50\,120\,736,16$$

$$\sum_{ijk} x_{ijk}^2 = 251\,842,52$$

$$\sum_{ij} x_{ij}^2 = 1\,254\,813,34$$

$$\sum_i x_i^2 = 6\,267\,166,88$$

Tableau d'analyse de variance

Somme des carrés	Degré de liberté	Variances
879,8520	160	Q = 5,4990
275,9928	32	Q + 5 D = 8,6248
82,9944	7	Q + 5 D + 25 S = 11,8563

d'où l'on tire :

$$\left\{ \begin{array}{l} Q = 5,4990 \\ D = 0,6252 \\ S = 0,1293 \end{array} \right. \quad \text{et} \quad h^2 = 0,24$$

Précision du résultat

$$\left\{ \begin{array}{l} \sigma_Q^2 = 0,3781 \\ \sigma_D^2 = 0,2008 \\ \sigma_S^2 = 0,0717 \end{array} \right. \quad \left\{ \begin{array}{l} \text{cov}(Q,D) = -0,0306 \\ \text{cov}(D,S) = -0,0353 \end{array} \right.$$

d'où :

$$h^2 = 0,13$$

Nous avons donc :

$$h^2 = 0,24 \quad (\sigma_{h^2} = 0,13)$$

T A B L E A U V I I

CARACTERE ETUDIE : SOMME DES AIRES N° 2, 3, 4 ET 5 DE L'AILE GAUCHE CHEZ DES DROSOPHILES MALES

σ^7			x_{ijk}					X_{ij}	X_i
3	{	225,2	208,4	232,2	233,1	228,2		1 127,1	
		221,9	230,4	235,7	221,8	220,3		1 130,1	
		228,3	234,4	234,2	232,1	238,3		1 167,3	
		234,0	230,9	234,0	225,9	233,3		1 158,1	
		219,5	234,6	232,3	233,4	230,3		1 150,1	5 732,7
4	{	222,9	220,8	236,2	242,9	226,5		1 149,3	
		220,7	227,1	218,8	236,8	226,9		1 130,3	
		228,8	246,2	242,1	237,2	217,7		1 172,0	
		228,9	230,0	234,5	225,3	240,9		1 159,6	
		226,7	242,7	219,3	228,2	242,8		1 159,7	5 770,9
6	{	232,4	231,4	216,9	220,8	228,9		1 130,4	
		225,2	211,9	206,4	234,6	221,4		1 099,5	
		220,5	240,2	226,3	237,9	229,0		1 153,9	
		221,1	226,7	225,0	235,6	235,8		1 144,2	
		225,6	235,5	219,4	217,4	234,2		1 132,1	5 660,1
7	{	215,5	219,4	226,7	236,6	222,7		1 120,9	
		227,0	225,1	219,4	228,5	228,6		1 128,6	
		224,9	232,5	228,2	225,1	210,0		1 120,7	
		225,5	213,4	230,4	232,2	237,7		1 139,2	
		237,4	228,4	232,1	220,8	232,1		1 150,8	5 660,2
8	{	236,7	232,4	231,7	226,6	231,5		1 158,9	
		226,9	221,7	224,8	210,0	216,5		1 099,9	
		229,5	237,5	243,7	215,0	236,3		1 162,0	
		227,0	239,3	228,1	237,1	196,7		1 128,2	
		232,7	234,8	225,8	230,9	235,4		1 159,6	5 708,6
9	{	225,2	233,9	212,0	233,6	232,2		1 136,9	
		218,1	198,6	228,8	229,4	206,4		1 081,3	
		223,9	211,4	223,1	227,5	210,1		1 096,0	
		235,5	231,7	236,1	231,7	233,6		1 168,6	
		236,9	249,0	236,2	253,1	224,7		1 199,9	5 682,7
11	{	229,1	218,4	227,3	228,6	229,4		1 132,8	
		223,4	233,8	226,6	212,2	225,3		1 121,3	
		227,8	235,9	228,7	250,8	212,5		1 155,7	
		232,2	223,4	221,3	231,8	244,2		1 152,9	
		227,0	232,4	223,0	228,0	219,8		1 130,2	5 692,9
12	{	226,0	228,9	228,9	207,6	229,9		1 121,3	
		232,5	228,1	218,0	224,6	228,3		1 131,5	
		222,2	229,2	221,1	219,6	231,7		1 123,8	
		232,5	234,6	234,0	230,1	242,0		1 173,2	
		222,6	226,3	219,5	220,6	221,3		1 110,3	5 660,1

Tableau VII (suite)

$$n = 5$$

$$d = 5$$

$$s = 8$$

$$X = 45\,568,2$$

$$X^2 = 2\,076\,460\,851,24$$

$$\sum_{ijk} x_{ijk}^2 = 10\,397\,844,10 \quad \sum_{ij} x_{ij}^2 = 51\,934\,251,44 \quad \sum_i x_i^2 = 259\,568\,767,82$$

Tableau d'analyse de variance

Somme des carrés	Degré de liberté	Variances
10 993,8120	160	Q = 68,7113
4 099,5752	32	Q + 5 D = 128,1117
446,4566	7	Q + 5 D + 25 S = 63,7795

d'où l'on tire :

$$\left\{ \begin{array}{l} Q = 68,7113 \\ D = 11,8801 \\ S = 0 \end{array} \right. \quad \text{d'où} \quad h^2 = 0,29$$

Précision du résultat

$$\left\{ \begin{array}{l} \sigma_Q^2 = 59,0133 \\ \sigma_D^2 = 43,3909 \\ \sigma_S^2 = 3,5008 \end{array} \right. \quad \left\{ \begin{array}{l} \text{cov}(Q,D) = -11,8027 \\ \text{cov}(D,S) = -8,2061 \end{array} \right.$$

d'où :

$$\sigma_{h^2} \approx 0,13$$

Nous avons donc :

$$h^2 = 0,29 \quad (\sigma_{h^2} \approx 0,13)$$

T A B L E A U V I I I

CARACTÈRE ETUDIÉ : NOMBRE DE SOIES SUR LE 4^e STERNITE ABDOMINAL CHEZ DES DROSOPHILES MALES

σ		x_{ijk}					X_{ij}	X_i
1 (19)	{	15	19	16	18	20	88	454
		17	18	19	19	20	93	
		19	18	18	17	18	90	
		18	16	17	18	21	90	
		20	20	19	17	17	93	
2 (21)	{	18	18	18	20	18	92	466
		18	19	18	18	17	90	
		22	19	19	17	17	94	
		20	23	18	23	18	102	
		16	18	20	16	18	88	
3 (17)	{	19	19	15	17	19	89	458
		19	17	20	17	20	93	
		20	17	17	18	18	90	
		19	18	18	19	20	94	
		19	19	18	17	19	92	
4 (21)	{	14	17	18	18	16	83	437
		17	18	16	17	19	87	
		17	17	18	18	16	86	
		19	18	19	19	17	92	
		21	17	17	17	17	89	
5 (21)	{	19	18	17	18	20	92	447
		19	17	18	16	16	86	
		18	19	19	16	16	88	
		17	19	17	17	20	90	
		19	18	19	17	18	91	
6 (21)	{	18	15	16	19	20	88	454
		19	19	18	16	22	94	
		21	15	16	18	20	90	
		19	15	17	16	15	82	
		20	21	19	21	19	100	
7 (21)	{	17	20	19	19	18	93	459
		20	19	18	18	17	92	
		19	19	17	21	17	93	
		17	18	19	18	18	90	
		19	19	19	15	19	91	
8 (20)	{	19	19	16	15	18	87	460
		18	18	21	18	19	94	
		17	17	16	19	17	86	
		20	19	19	17	20	95	
		19	19	19	21	20	98	
9 (19)	{	18	17	20	17	18	90	468
		18	19	21	18	18	94	
		20	21	20	19	21	101	
		18	16	19	17	17	87	
		17	18	20	22	19	96	
10 (16)	{	17	21	17	20	20	95	460
		19	17	18	16	20	90	
		19	17	19	17	19	91	
		18	19	22	20	19	98	
		18	16	17	18	17	86	

Les nombres entre parenthèses indiquent les mesures faites sur les mâles (utiles pour la régression).

Tableau VIII (suite)

$$n = 5$$

$$d = 5$$

$$s = 10$$

$$X = 4\ 563$$

$$X^2 = 20\ 820\ 969$$

$$\sum_{ijk} x_{ijk}^2 = 83\ 889$$

$$\sum_{ij} x_{ij}^2 = 417\ 289$$

$$\sum_i x_i^2 = 2\ 082\ 835$$

Tableau d'analyse de variance

Somme des carrés	Degré de liberté	Variances
431,200	200	$Q = 2,156$
144,400	40	$Q + 5\ D = 3,610$
29,524	9	$Q + 5\ D + 25\ S = 3,280$

d'où l'on tire :

$$\left\{ \begin{array}{l} Q = 2,156 \\ D = 0,291 \\ S = -0,013 \end{array} \right. \quad \text{d'où} \quad h^2 = 0,24$$

Précision du résultat

$$\left\{ \begin{array}{l} \sigma_Q^2 = 0,0465 \\ \sigma_D^2 = 0,0280 \\ \sigma_S^2 = 0,0050 \end{array} \right. \quad \left\{ \begin{array}{l} \text{cov}(Q,D) = -0,0093 \\ \text{cov}(D,S) = -0,0052 \end{array} \right.$$

d'où :

$$\sigma_{h^2} \approx 0,12$$

Nous avons donc :

$$h^2 = 0,24 \quad (\sigma_{h^2} = 0,12)$$

TABLEAU IX

COVARIANCES ENTRE LES AIRES 1 ET 6

σ		x_{ijk}					X_{ij}	X_i
3	{	85,8	80,3	84,4	88,4	88,1	427,0	
		33,6	29,3	36,8	37,4	40,8	177,9	
		83,8	85,7	89,0	86,6	88,5	433,6	
		28,9	33,1	35,6	37,7	32,3	167,6	
		84,1	87,0	90,3	84,7	87,6	433,7	
		39,3	37,9	39,8	35,3	34,5	186,8	
		94,8	91,6	90,6	88,2	86,4	451,6	
		36,4	36,1	34,4	39,6	40,7	187,2	
		86,7	88,4	86,1	88,3	82,2	431,7	2 177,6
		36,6	37,5	37,2	37,4	39,3	188,0	907,5
4	{	89,0	86,1	89,3	85,6	85,6	435,6	
		33,3	33,9	34,0	33,4	33,6	168,2	
		83,3	92,3	87,3	88,6	87,1	438,6	
		35,0	36,6	35,2	33,7	37,0	177,5	
		86,5	95,7	95,1	90,6	80,8	448,7	
		40,8	37,3	38,3	31,6	37,3	185,3	
		87,5	90,2	93,1	88,2	91,6	450,6	
		42,6	37,9	37,1	38,1	37,8	193,5	
		91,5	86,0	82,4	84,3	90,8	435,0	2 208,5
		33,5	39,0	39,0	38,3	37,2	187,0	911,5
6	{	85,3	90,0	88,0	90,1	89,2	442,6	
		35,0	35,3	32,8	30,3	35,7	169,1	
		86,3	80,0	72,8	92,0	82,1	413,2	
		37,3	36,7	34,5	35,2	35,8	179,5	
		81,1	92,4	85,0	84,2	83,6	426,3	
		36,3	38,9	35,6	37,1	37,2	185,1	
		88,6	83,3	90,0	87,1	88,3	437,3	
		37,6	33,5	35,6	36,3	35,0	178,0	
		87,4	85,0	83,7	83,0	85,4	424,5	2 143,9
		35,6	37,8	36,3	30,6	34,6	174,9	886,6
7	{	87,4	85,7	88,4	92,3	80,0	433,8	
		35,0	33,2	37,4	31,6	30,7	167,9	
		85,0	84,7	80,4	87,2	87,8	425,1	
		38,0	36,6	36,2	32,3	32,9	176,0	
		82,3	86,1	85,2	88,4	84,5	426,5	
		35,4	35,6	34,5	37,2	34,2	176,9	
		90,6	84,5	81,6	85,4	89,2	431,3	
		35,0	31,4	37,1	35,1	32,3	170,9	
		88,3	90,1	84,4	87,3	91,6	441,7	2 158,4
		35,4	35,5	36,5	35,2	35,6	178,2	869,9
8	{	89,6	89,3	92,3	83,1	89,4	443,7	
		36,4	36,1	37,2	37,1	37,7	184,5	
		83,8	84,3	85,1	81,7	83,0	417,9	
		32,5	35,0	32,4	34,2	34,7	168,8	
		87,7	90,5	91,0	90,8	81,4	441,4	
		37,6	36,4	38,7	35,6	38,3	186,6	
		89,7	89,4	85,2	86,2	74,5	425,0	
		36,3	35,8	34,3	37,4	31,1	174,9	
		86,4	84,4	83,8	81,3	87,1	423,0	2 151,0
		35,0	34,2	34,5	31,8	38,6	174,1	888,9

9	80,9	86,5	83,3	84,1	85,5	420,3	
	32,9	34,8	37,4	33,3	35,4	173,8	
	85,7	76,8	84,1	88,5	84,6	419,7	
	34,1	33,4	33,2	37,1	32,9	170,7	
	86,7	82,4	82,8	88,4	80,7	421,0	
	35,4	36,0	35,8	34,7	31,1	173,0	
	89,6	82,0	86,4	88,0	82,5	428,5	
	37,4	34,7	35,4	31,0	36,0	174,5	
	92,3	91,8	91,3	94,8	84,0	454,2	2 143,7
	37,8	33,0	34,3	36,5	31,2	172,8	864,8
11	88,2	86,5	86,9	73,8	81,8	417,2	
	31,6	33,3	35,3	36,8	29,2	166,2	
	83,7	93,7	84,3	84,5	82,8	429,0	
	37,1	33,6	35,4	34,3	37,8	178,2	
	84,3	93,3	85,7	90,3	84,7	438,3	
	37,8	40,2	32,7	31,3	36,3	178,3	
	87,6	87,3	88,7	92,4	89,2	445,2	
	36,4	37,4	38,2	35,1	30,6	177,7	
	85,3	89,4	77,7	81,7	80,5	414,6	2 144,3
	34,2	32,4	34,7	33,7	36,6	171,6	872,0
12	86,3	87,5	88,4	81,2	86,7	430,1	
	31,8	37,0	39,0	28,2	33,7	169,7	
	89,4	85,7	82,4	87,5	85,5	430,5	
	37,5	34,3	33,3	34,8	39,7	179,6	
	88,1	84,6	84,4	85,5	86,5	429,1	
	35,7	35,3	31,0	33,7	34,8	170,5	
	89,2	89,4	84,5	84,1	87,5	434,7	
	33,1	38,6	39,2	35,7	36,1	182,7	
	81,4	83,3	87,2	84,1	81,8	417,8	2 142,2
	32,6	37,8	37,3	34,2	34,0	175,9	878,4

$$n = 5 \quad d = 5 \quad s = 8$$

$$x^{(1)} = 17\,269,6$$

$$x^{(3)} = 7\,079,6$$

$$\sum_{ijk} x_{ijk}^{(1)} x_{ijk}^{(3)} = 611\,700,32$$

$$\sum_{ij} x_{ij}^{(1)} x_{ij}^{(3)} = 3\,057\,774,70$$

$$\sum_i x_i^{(1)} x_i^{(3)} = 15\,285\,027,39$$

$$\text{cov}(x_{ijk}^{(1)}, x_{ijk}^{(3)}) = \frac{\sum_{ijk} x_{ijk}^{(1)} x_{ijk}^{(3)} - \frac{\sum_{ij} x_{ij}^{(1)} x_{ij}^{(3)}}{n}}{(n-1) ds} = 0,9086$$

$$\text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(1)}, \bar{x}_{ij}^{(3)}) = \frac{\sum_{ij} x_{ij}^{(1)} x_{ij}^{(3)} - \frac{\sum_i x_i^{(1)} x_i^{(3)}}{d}}{n^2 s (d-1)} = 0,9615$$

$$\text{cov}(\bar{x}_i^{(1)}, \bar{x}_i^{(3)}) = \frac{\sum_i x_i^{(1)} x_i^{(3)} - \frac{x^{(1)} x^{(3)}}{s}}{n^2 d^2 (s-1)} = 0,5245$$

(1) se rapporte à l'aire de la région 1

(3) se rapporte à l'aire de la région 6

T A B L E A U X

COVARIANCES ENTRE LES AIRES 1 ET (2 + 3 + 4 + 5)

σ	x_{ijk}					X_{ij}	X_i
3	85,8	80,3	84,4	88,4	88,1	427,0	
	225,2	208,4	232,2	233,1	228,2	1 127,1	
	83,8	85,7	89,0	86,6	88,5	433,6	
	221,9	230,4	235,7	221,8	220,3	1 130,1	
	84,1	87,0	90,3	84,7	87,6	433,7	
	228,3	234,4	234,2	232,1	238,3	1 167,3	
	94,8	91,6	90,6	88,2	86,4	451,6	
	234,0	230,9	234,0	225,9	233,3	1 158,1	
	86,7	88,4	86,1	88,3	82,2	431,7	2 177,6
	219,5	234,6	232,3	233,4	230,3	1 150,1	5 732,7
4	89,0	86,1	89,3	85,6	85,6	435,6	
	222,9	220,8	236,2	242,9	226,5	1 149,3	
	83,3	92,3	87,3	88,6	87,1	438,6	
	220,7	227,1	218,8	236,8	226,9	1 130,3	
	86,5	95,7	95,1	90,6	80,8	448,7	
	228,8	246,2	242,1	237,2	217,7	1 172,0	
	87,5	90,2	93,1	88,2	91,6	450,6	
	228,9	230,0	234,5	225,3	240,9	1 159,6	
	91,5	86,0	82,4	84,3	90,8	435,0	2 208,5
	226,7	242,7	219,3	228,2	242,8	1 159,7	5 770,9
6	85,3	90,0	88,0	90,1	89,2	442,6	
	232,4	231,4	216,9	220,8	228,9	1 130,4	
	86,3	80,0	72,8	92,0	82,1	413,2	
	225,2	211,9	206,4	234,6	221,4	1 099,5	
	81,1	92,4	85,0	84,2	83,6	426,3	
	220,5	240,2	226,3	237,9	229,0	1 153,9	
	88,6	83,3	90,0	87,1	88,3	437,3	
	221,1	226,7	225,0	235,6	235,8	1 144,2	
	87,4	85,0	83,7	83,0	85,4	424,5	2 143,9
	225,6	235,5	219,4	217,4	234,2	1 132,1	5 660,1
7	87,4	85,7	88,4	92,3	80,0	433,8	
	215,5	219,4	226,7	236,6	222,7	1 120,9	
	85,0	84,7	80,4	87,2	87,8	425,1	
	227,0	225,1	219,4	228,5	228,6	1 128,6	
	82,3	86,1	85,2	88,4	84,5	426,5	
	224,9	232,5	228,2	225,1	210,0	1 120,7	
	90,6	94,5	81,6	85,4	89,2	431,3	
	225,5	213,4	230,4	232,2	237,7	1 139,2	
	88,3	90,1	84,4	87,3	91,6	441,7	2 158,4
	237,4	228,4	232,1	220,8	232,1	1 150,8	5 660,2
8	89,6	89,3	92,3	83,1	89,4	443,7	
	235,7	222,4	231,7	226,6	231,5	1 158,9	
	83,8	84,3	85,1	81,7	83,0	417,9	
	226,9	221,7	224,8	210,0	216,5	1 099,9	
	87,7	90,5	90,0	90,8	81,4	441,4	
	229,5	217,5	213,7	215,0	236,3	1 152,0	
	89,7	89,4	90,2	86,2	74,5	425,0	
	227,1	229,9	229,1	237,1	196,7	1 128,2	
	86,4	84,3	83,8	81,3	87,1	423,0	2 151,0
	232,7	211,6	221,9	230,9	235,4	1 159,6	5 708,6

9	80,9	86,5	83,3	84,1	85,5	420,3	
	225,2	233,9	212,0	233,6	232,2	1 136,9	
	85,7	76,8	84,1	88,5	84,6	419,7	
	218,1	198,6	228,8	229,4	206,4	1 081,3	
	86,7	82,4	82,8	88,4	80,7	421,0	
	223,9	211,4	223,1	227,5	210,1	1 096,0	
11	89,6	82,0	86,4	88,0	82,5	428,5	
	235,5	231,7	236,1	231,7	233,6	1 168,6	
	92,3	91,8	91,3	94,8	84,0	454,2	2 143,7
	236,9	249,0	236,2	253,1	224,7	1 199,9	5 682,7
	88,2	86,5	86,9	73,8	81,8	417,2	
	229,1	218,4	227,3	228,6	229,4	1 132,8	
12	83,7	93,7	84,3	84,5	82,8	429,0	
	223,4	233,2	226,6	212,2	225,3	1 121,3	
	84,3	93,3	85,7	90,3	84,7	438,3	
	227,8	235,9	228,7	250,8	212,5	1 155,7	
	87,6	87,3	88,7	92,4	89,2	445,2	
	232,2	223,4	221,3	231,8	244,2	1 152,9	
12	85,3	89,4	77,7	81,7	80,5	414,6	2 144,3
	227,0	232,4	223,0	228,0	219,8	1 130,2	5 692,9
	86,3	87,5	88,4	81,2	86,7	430,1	
	226,0	228,9	228,9	207,6	229,9	1 121,3	
	89,4	85,7	82,4	87,5	85,5	430,5	
	232,5	228,1	218,0	224,6	228,3	1 131,5	
12	88,1	84,6	84,4	85,5	96,5	429,1	
	222,2	229,2	221,1	219,6	231,7	1 123,8	
	89,2	89,4	84,5	84,1	87,5	434,7	
	232,5	234,6	234,0	230,1	242,0	1 173,2	
	81,4	83,3	87,2	84,1	81,8	417,8	2 142,2
	222,6	226,3	219,5	220,6	221,3	1 110,3	5 660,1

$$n = 5 \quad d = 5 \quad s = 8$$

$$x^{(1)} = 17 \ 269,6 \quad x^{(2)} = 45 \ 568,2$$

$$\sum_{ijk} x_{ijk}^{(1)} x_{ijk}^{(2)} = 3 \ 938 \ 681,70$$

$$\sum_{ij} x_{ij}^{(1)} x_{ij}^{(2)} = 19 \ 680 \ 478,90$$

$$\sum_i x_i^{(1)} x_i^{(2)} = 98 \ 373 \ 778,52$$

$$\text{cov}(x_{ijk}^{(1)}, x_{ijk}^{(2)}) = 16,2245$$

$$\text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(1)}, \bar{x}_{ij}^{(2)}) = 7,1540$$

$$\text{cov}(\bar{x}_i^{(1)}, \bar{x}_i^{(2)}) = 1,3040$$

(1) se rapporte à l'aire de la région 1

(2) se rapporte, dans ce cas, à la somme des aires des régions 2, 3, 4 et 5.

T A B L E A U X I

COVARIANCES ENTRE LES AIRES (2 + 3 + 4 + 5) ET 6

σ		x_{ijk}					X_{ij}	X_i
3	{	225,2	208,4	232,2	233,1	228,2	1 127,1	
		33,6	29,3	36,8	37,4	40,8	177,9	
	{	221,9	230,4	235,7	221,8	220,3	1 130,1	
		28,9	33,1	35,6	37,7	32,3	167,6	
	{	228,3	234,4	234,2	232,1	238,3	1 167,3	
		39,3	37,9	39,8	35,3	34,5	186,8	
	{	234,0	230,9	234,0	225,9	233,3	1 158,1	
		36,4	36,1	34,4	39,6	40,7	187,2	
	{	219,5	234,6	232,3	233,4	230,3	1 150,1	5 732,7
		36,6	37,5	37,2	37,4	39,3	188,0	907,5
4	{	222,9	220,8	236,2	242,9	226,5	1 149,3	
		33,3	33,9	34,0	33,4	33,6	168,2	
		220,7	227,1	218,8	236,8	226,9	1 130,3	
	{	35,0	36,6	35,2	33,7	37,0	177,5	
		228,8	246,2	242,1	237,2	217,7	1 172,0	
		40,8	37,3	38,3	31,6	37,3	185,3	
	{	228,9	230,0	234,5	225,3	240,9	1 159,6	
		42,6	37,9	37,1	38,1	37,8	193,5	
	{	226,7	242,7	219,3	228,2	242,8	1 159,7	5 770,9
		33,5	39,0	39,0	38,3	37,2	187,0	911,5
6	{	232,4	231,4	216,9	220,8	228,9	1 130,4	
		35,0	35,3	32,8	30,3	35,7	169,1	
	{	225,2	211,9	206,4	234,6	221,4	1 099,5	
		37,3	36,7	34,5	35,2	35,8	179,5	
	{	220,5	240,2	226,3	237,9	229,0	1 153,9	
		36,3	38,9	35,6	37,1	37,2	185,1	
	{	221,1	226,7	225,0	235,6	235,8	1 144,2	
		37,6	33,5	35,6	36,3	35,0	178,0	
	{	225,6	235,5	219,4	217,4	234,2	1 132,1	5 660,1
		35,6	37,8	36,3	30,6	34,6	174,9	886,6
7	{	215,5	219,4	226,7	236,6	222,7	1 120,9	
		35,0	33,2	37,4	31,6	30,7	167,9	
	{	227,0	225,1	219,4	228,5	228,6	1 128,6	
		38,0	36,6	36,2	32,3	32,9	176,0	
	{	224,9	232,5	228,2	225,1	210,0	1 120,7	
		35,4	35,6	34,5	37,2	34,2	176,9	
	{	225,5	213,4	230,4	232,2	237,7	1 139,2	
		35,0	31,4	37,1	35,1	32,3	170,9	
	{	237,4	228,4	232,1	220,8	232,1	1 150,8	5 660,2
		35,4	35,5	36,5	35,2	35,6	178,2	869,9
8	{	236,7	232,4	231,7	226,6	231,5	1 158,9	
		36,4	36,1	37,2	37,1	37,7	184,5	
	{	226,9	221,7	224,8	210,0	216,5	1 099,9	
		32,5	35,0	32,4	34,2	34,7	168,8	
	{	229,5	237,5	243,7	215,0	236,3	1 162,0	
		37,6	36,4	38,7	35,6	38,3	186,6	
	{	227,0	239,3	228,1	237,1	196,7	1 128,2	
		36,3	35,8	34,3	37,4	31,1	174,9	
	{	232,7	234,8	225,8	230,9	235,4	1 159,6	5 708,6
		35,0	34,2	34,5	31,8	38,6	174,1	888,9

9	225,2	233,9	212,0	233,6	232,2	1 136,9	
	32,9	34,8	37,4	33,3	35,4	173,8	
	218,1	198,6	228,8	229,4	206,4	1 081,3	
	34,1	33,4	33,2	37,1	32,9	170,7	
	223,9	211,4	223,1	227,5	210,1	1 096,0	
11	35,4	36,0	35,8	34,7	31,1	173,0	
	235,5	231,7	236,1	231,7	233,6	1 168,6	
	37,4	34,7	35,4	31,0	36,0	174,5	
	236,9	249,0	236,2	253,1	224,7	1 199,9	5 682,7
	37,8	33,0	34,3	36,5	31,2	172,8	864,8
12	229,1	218,4	227,3	228,6	229,4	1 132,8	
	31,6	33,3	35,3	36,8	29,2	166,2	
	223,4	233,8	226,6	212,2	225,3	1 121,3	
	37,1	33,6	35,4	34,3	37,8	178,2	
	227,8	235,9	228,7	250,8	212,5	1 155,7	
11	37,8	40,2	32,7	31,3	36,3	178,3	
	232,2	223,4	221,3	231,8	244,2	1 152,9	
	36,4	37,4	38,2	35,1	30,6	177,7	
	227,0	232,4	223,0	228,0	219,8	1 130,2	5 692,9
	34,2	32,4	34,7	33,7	36,6	171,6	872,0
12	226,0	228,9	228,9	207,6	229,9	1 121,3	
	31,8	37,0	39,0	28,2	33,7	169,7	
	232,5	228,1	218,0	224,6	228,3	1 131,5	
	37,5	34,3	33,3	34,8	39,7	179,6	
	222,2	229,2	221,1	219,6	231,7	1 123,8	
12	35,7	35,3	31,0	33,7	34,8	170,5	
	232,5	234,6	234,0	230,1	242,0	1 173,2	
	33,1	38,6	39,2	35,7	36,1	182,7	
	222,6	226,3	219,5	220,6	221,3	1 110,3	5 660,1
	32,6	37,8	37,3	34,2	34,0	175,9	878,4

$$n = 5 \quad d = 5 \quad s = 8$$

$$X^{(2)} = 45\,568,2 \quad X^{(3)} = 7\,079,6$$

$$\sum_{ijk} x_{ijk}^{(2)} x_{ijk}^{(3)} = 1\,614\,162,73$$

$$\sum_{ij} x_{ij}^{(2)} x_{ij}^{(3)} = 8\,068\,234,03$$

$$\sum_i x_i^{(2)} x_i^{(3)} = 40\,329\,467,38$$

$$\text{cov}(x_{ijk}^{(2)}, x_{ijk}^{(3)}) = 3,2245$$

$$\text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(2)}, \bar{x}_{ij}^{(3)}) = 2,9257$$

$$\text{cov}(\bar{x}_i^{(2)}, \bar{x}_i^{(3)}) = 0,8889$$

(2) se rapporte à la somme des aires des régions 2, 3, 4 et 5

(3) se rapporte à l'aire de la région 6

2

COVARIANCES ENTRE LES AILES 1 ET 2

♂ 9	80,9	86,5	83,3	84,1	85,5	420,3	
	24,7	24,2	25,6	24,1	25,1	123,7	
	85,7	76,8	84,1	88,5	84,6	419,7	
	24,2	23,6	24,0	25,8	26,4	124,0	
	86,7	82,4	82,8	88,4	80,7	421,0	
	27,1	23,6	24,4	25,8	24,3	125,2	
	89,6	82,0	86,4	88,0	82,5	428,5	
	28,5	24,1	24,0	23,8	30,0	130,4	
	92,3	91,8	91,3	94,8	84,0	454,2	2 143,7
	29,3	26,4	25,5	31,8	26,0	139,0	642,3
♂ 11	88,2	86,5	86,9	73,8	81,8	417,2	
	25,4	25,8	26,4	27,4	23,1	128,1	
	83,7	93,7	84,3	84,5	82,8	429,0	
	28,7	26,6	26,1	24,1	27,0	132,5	
	84,3	93,3	85,7	90,3	84,7	438,3	
	24,5	28,3	24,7	26,3	25,7	129,5	
	87,6	87,3	88,7	92,4	89,2	445,2	
	24,5	26,4	22,4	27,4	24,7	125,4	
	85,3	89,4	77,7	81,7	80,5	414,6	2 144,3
	20,7	26,3	25,3	28,4	22,5	123,2	638,7
♂ 12	86,3	87,5	88,4	81,2	86,7	430,1	
	24,7	25,0	26,2	24,0	27,4	127,3	
	89,4	85,7	82,4	87,5	85,5	430,5	
	24,7	25,3	23,9	27,3	26,7	127,9	
	88,1	84,6	84,4	85,5	86,5	429,1	
	25,5	26,6	27,1	25,3	25,3	129,8	
	89,2	89,4	84,5	84,1	87,5	434,7	
	26,5	25,6	25,8	27,4	26,2	131,5	
	81,4	83,3	87,2	84,1	81,8	417,8	2 142,2
	26,1	24,2	25,3	24,1	27,4	127,1	643,6

$$n = 5 \quad d = 5 \quad s = 8$$

$$X^{(1)} = 17 \ 269,6 \quad X^{(2)} = 5 \ 158,5$$

$$\sum_{ijk} x_{ijk}^{(1)} x_{ijk}^{(2)} = 446 \ 021,90$$

$$\sum_{ij} x_{ij}^{(1)} x_{ij}^{(2)} = 2 \ 228 \ 400,12$$

$$\sum_i x_i^{(1)} x_i^{(2)} = 11 \ 137 \ 043,62$$

$$\text{cov}\left(x_{ijk}^{(1)}, x_{ijk}^{(2)}\right) = 2,1367$$

$$\text{cov}\left(\bar{x}_{ij}^{(1)}, \bar{x}_{ij}^{(2)}\right) = 1,2392$$

$$\text{cov}\left(\bar{x}_i^{(1)}, \bar{x}_i^{(2)}\right) = 0,2176$$

(1) se rapporte à l'aire de la région 1

(2) se rapporte à l'aire de la région 3

T A B L E A U X I I I

C O V A R I A N C E S E N T R E L E S A I R E S 3 E T 6

σ		x_{ijk}					X_{ij}	X_i
3	{	23,8	22,0	28,6	30,2	26,7	131,3	
		33,6	29,3	36,8	37,4	40,8	177,9	
		24,2	25,2	25,9	25,0	24,6	124,9	
		28,9	33,1	35,6	37,7	32,3	167,6	
		23,0	26,5	27,2	25,6	26,0	128,3	
		39,3	37,9	39,8	35,3	34,5	186,8	
		27,4	26,7	25,7	27,8	24,4	132,0	
		36,4	36,1	34,4	39,6	40,7	187,2	
		26,0	28,7	26,4	28,3	25,4	134,8	651,3
		36,6	37,5	37,2	37,4	39,3	188,0	907,5
4	{	26,8	25,6	25,2	27,8	26,5	131,9	
		33,3	33,9	34,0	33,4	33,6	168,2	
		23,3	24,6	24,4	32,0	26,7	131,0	
		35,0	36,6	35,2	33,7	37,0	177,5	
		23,9	30,4	29,5	27,3	28,3	139,4	
		40,8	37,3	38,3	31,6	37,3	185,3	
		27,3	26,1	28,2	26,7	27,8	136,1	
		42,6	37,9	37,1	38,1	37,8	193,5	
		24,3	25,1	24,1	26,2	27,7	127,4	665,8
		33,5	39,0	39,0	38,3	37,2	187,0	911,5
6	{	26,3	27,1	23,7	25,4	27,7	130,2	
		35,0	35,3	32,8	30,3	35,7	169,1	
		24,5	24,5	20,7	25,8	26,4	122,0	
		37,3	36,7	34,5	35,2	35,8	179,5	
		24,4	26,8	27,6	25,2	24,6	128,6	
		36,3	38,9	35,6	37,1	37,2	185,1	
		28,2	26,4	26,3	25,8	27,4	134,1	
		37,6	33,5	35,6	36,3	35,0	178,0	
		25,6	23,3	25,4	23,7	25,5	123,5	638,4
		35,6	37,8	36,3	30,6	34,6	174,9	886,6
7	{	25,9	24,1	24,2	28,4	24,4	127,0	
		35,0	33,2	37,4	31,6	30,7	167,9	
		23,3	26,2	24,2	25,1	28,2	127,0	
		38,0	36,6	36,2	32,3	32,9	176,0	
		23,3	26,7	26,1	25,5	23,7	125,3	
		35,4	35,6	34,5	37,2	34,2	176,9	
		25,1	25,9	24,5	24,3	26,2	126,0	
		35,0	31,4	37,1	35,1	32,3	170,9	
		25,3	23,2	25,0	25,3	26,5	125,3	630,6
		35,4	35,5	36,5	35,2	35,6	178,2	869,9
8	{	27,7	26,9	25,7	22,7	27,1	130,1	
		36,4	36,1	37,2	37,1	37,7	184,5	
		22,5	22,7	23,6	25,5	23,2	117,5	
		32,5	35,0	32,4	34,2	34,7	168,8	
		24,6	26,7	27,6	27,4	31,2	137,5	
		37,6	36,4	38,7	35,6	38,3	186,6	
		28,7	25,2	28,2	25,8	23,6	131,5	
		33,3	35,8	34,3	37,4	31,1	174,9	
		25,1	26,3	26,1	26,1	27,6	131,2	647,8
		35,0	34,2	34,5	31,8	38,6	174,1	888,9

9	24,7	24,2	25,6	24,1	25,1	123,7	
	32,9	34,8	37,4	33,3	35,4	173,8	
	24,2	23,6	24,0	25,8	26,4	124,0	
	34,1	33,4	33,2	37,1	32,9	170,7	
	27,1	23,6	24,4	25,8	24,3	125,2	
	35,4	36,0	35,8	34,7	31,1	173,0	
	28,5	24,1	24,0	23,8	30,0	130,4	
	37,4	34,7	35,4	31,0	36,0	174,5	
	29,3	26,4	25,5	31,8	26,0	139,0	642,3
	37,8	33,0	34,3	36,5	31,2	172,8	864,8
11	25,4	25,8	26,4	27,4	23,1	128,1	
	31,6	33,3	35,3	36,8	29,2	166,2	
	28,7	26,6	26,1	24,1	27,0	132,5	
	37,1	33,6	35,4	34,3	37,8	178,2	
	24,5	28,3	24,7	26,3	25,7	129,5	
	37,8	40,2	32,7	31,3	36,3	178,3	
	24,5	26,4	22,4	27,4	24,7	125,4	
	36,4	37,4	38,2	35,1	30,6	177,7	
	20,7	26,3	25,3	28,4	22,5	123,2	638,7
	34,2	32,4	34,7	33,7	36,6	171,6	872,0
12	24,7	25,0	26,2	24,0	27,4	127,3	
	31,8	37,0	39,0	28,2	33,7	169,7	
	24,7	25,3	23,9	27,3	26,7	127,9	
	37,5	34,3	33,3	34,8	39,7	179,6	
	25,5	26,6	27,1	25,3	25,3	129,8	
	35,7	35,3	31,0	33,7	34,8	170,5	
	26,5	25,6	25,8	27,4	26,2	131,5	
	33,1	38,6	39,2	35,7	36,1	182,7	
	26,1	24,2	25,3	24,1	27,4	127,1	643,6
	32,6	37,8	37,3	34,2	34,0	175,9	878,4

$$n = 5 \quad d = 5 \quad s = 8$$

$$x^{(2)} = 5 \ 158,5 \quad x^{(3)} = 7 \ 079,6$$

$$\sum_{ijk} x_{ijk}^{(2)} x_{ijk}^{(3)} = 182 \ 825,79$$

$$\sum_{ij} x_{ij}^{(2)} x_{ij}^{(3)} = 913 \ 569,60$$

$$\sum_i x_i^{(2)} x_i^{(3)} = 4 \ 566 \ 070,93$$

$$\text{cov}(x_{ijk}^{(2)}, x_{ijk}^{(3)}) = 0,6992$$

$$\text{cov}(\bar{x}_{ij}^{(2)}, \bar{x}_{ij}^{(3)}) = 0,4443$$

$$\text{cov}(\bar{x}_i^{(2)}, \bar{x}_i^{(3)}) = 0,2415$$

(2) se rapporte à l'aire de la région 3

(3) se rapporte à l'aire de la région 6

Vu :

Les Membres du Jury,

MM. BRACONNIER

LEGAY

PICARD

Vu et approuvé,

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. BRACONNIER

Vu et accordé le permis d'imprimer :

Lyon, le 12 juillet 1965

Le Recteur,
Président du Conseil de l'Université,

P. LOUIS

